

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Botanika



Ekologické determinanty klonálního růstu rostlin

Ecological determinants of plant clonal growth

Bc. Nina Martincová

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Martin Weiser, Ph. D.

Praha, 2016

Poděkování

Chtěla bych poděkovat všem, bez nichž by tato práce zcela jistě nevznikla – především svému školiteli, Martinu Weiserovi, za cenné rady, připomínky, čas a podporu; dále své rodině, přátelům a všem svým blízkým za jejich pomoc, vloženou důvěru a bezmeznou trpělivost.

Díky!

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce, ani její podstatná část, nebyla předložena k získání jiného, nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 8. 2016

Podpis

Abstrakt

Práce se zabývá vlivem podmínek prostředí, konkrétně úrovně hnojení a dostupnosti světla, na produkci a růst výběžků u klonálních rostlin. V rámci práce byly provedeny tři experimenty, mající za cíl zjistit vliv těchto podmínek, případně jejich vzájemných interakcí, na šest druhů klonálních rostlin, srovnat závislost parametrů klonálního rozmnožování na podmínkách prostředí mezidruhově a na základě přirozených podmínek výskytu jednotlivých druhů, případně porovnat vliv podmínek prostředí mezi druhy tvořícími rhizomy a stolony.

Z výsledků experimentů vyplynulo, že pět ze zkoumaných šesti druhů vykazuje signifikantní závislost mezi alespoň jednou zkoumanou podmínkou prostředí a parametry klonálního rozmnožování. Většina použitých druhů zvyšovala prokazatelně délku i počet vytvořených výběžků v závislosti na úrovni hnojení. Naopak na úroveň osvětlení reagovaly signifikantně alespoň v jednom parametru klonálního rozmnožování pouze tři druhy, přičemž tato dostupnost světla měla u různých rostlin odlišný vliv. Velký vliv jak na produkci, tak na délku výběžků, měla u většiny druhů rovněž velikost rostliny.

Nebyla nalezena žádná výrazná odlišnost ve vlivu podmínek na klonální rozmnožování mezi jednotlivými čeleděmi, spíše se zdá, že druhy vyskytující se v podobných podmínkách na jednotlivé proměnné reagují shodným způsobem a s podobnou intenzitou. Podobné reakce na podmínky prostředí se přitom vyskytly u druhů se stolony i s rhizomy.

Klíčová slova: klonální rostliny, plasticita, úživnost, světlo, velikost, foraging response, stolon, rhizom, *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Fragaria vesca*, *Stellaria holostea*

Abstract

The aim of this study is to provide a further insight into influence of environment on clonal plants. The study focuses particularly on effects of fertilization level and light availability on production and growth of clonal organs. Three experiments were carried out within the study, targeted to elicit influence of these environmental conditions or clonal interactions on six species of clonal plants. Interspecies dependencies on these conditions was compared, regarding habitat occurrence of these species. A comparison was made also between species producing rhizomes and stolons.

The experiments revealed that five of six studied species show significant relationship among at least one environmental condition and parameters of clonal reproduction. Most of the species showed higher elongation and production of clonal organs in relation to fertilization level. On the contrary, only three species reacted significantly to the light availability level by alternation of at least one parameter of clonal reproduction and the light availability level affected each species differently. A strong influence on production and elongation of clonal organs had also a size of a plant.

There was not found significant difference in influence of environmental conditions on clonal reproduction among plant families. It rather seems that species sharing similar autochthonous environmental conditions respond to each variable in similar way and with similar intensity. Stolons- and rhizomes-producing species have showed similar reactions to environmental conditions.

Key words: clonal plants, plasticity, carrying capacity, light, size, foraging response, stolon, rhizome, *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Fragaria vesca*, *Stellaria holostea*

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Tvorba a růst stolonů u jahodníku obecného (<i>Fragaria vesca</i>).....	11
2.1.Postup.....	11
2.1.1.Podmínky experimentu.....	11
2.1.2.Průběh experimentu.....	12
2.2.Zpracování výsledků.....	13
2.3.Výsledky.....	16
3. Tvorba a růst stolonů u jahodníku obecného (<i>Fragaria vesca</i>) v přírodním prostředí.....	18
3.1.Postup.....	18
3.1.1.Podmínky experimentu.....	19
3.1.2.Průběh experimentu.....	29
3.2.Zpracování výsledků.....	20
3.3.Výsledky.....	21
4. Tvorba a růst klonálních spojení u dalších druhů rostlin.....	23
4.1.Postup.....	23
4.1.1.Podmínky experimentu.....	23
4.1.2.Průběh experimentu.....	25
4.2.Zpracování výsledků.....	26
4.3.Výsledky.....	28
4.3.1.Vliv proměnných na délku, počet, a dobu tvorby výběžků.....	29
4.3.2.Podrobné výsledky.....	30
4.3.3.Mezidruhové srovnání vlivu proměnných.....	37
4.3.4.Srovnání stříhaných a nestříhaných jahodníků.....	39
5. Diskuze.....	40
5.1.Diskuze – jednotlivé experimenty.....	41
5.1.1.První pokus.....	41
5.1.2.Druhý pokus.....	43
5.1.3.Třetí pokus.....	45
6. Závěr.....	56
7. Seznam použité literatury.....	57

Vysvětlení použitých pojmů

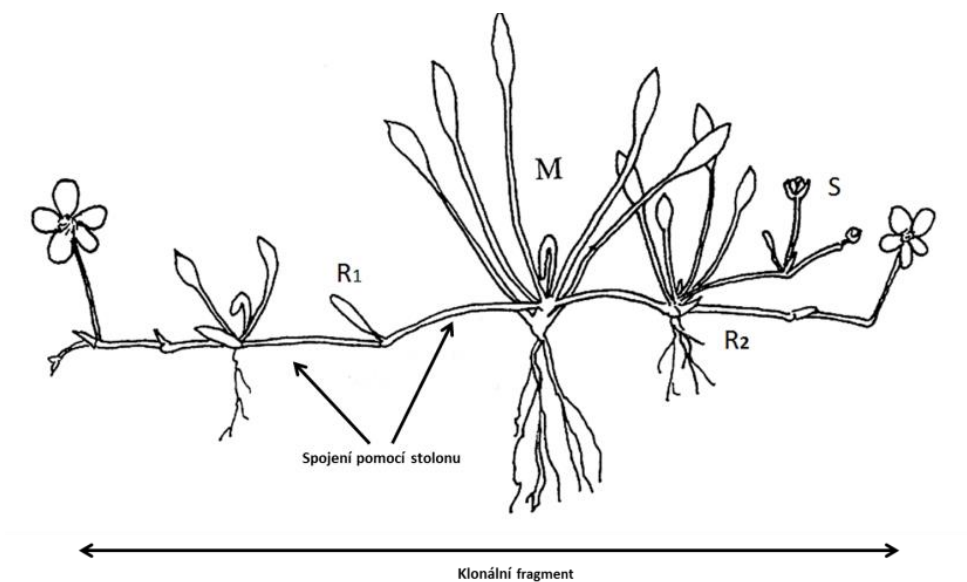
geneta – soubor rostlin se stejným genomem, pocházejících z jedné zygoty (viz Obr. 1)

rameta – potenciálně samostatná klonální jednotka (viz Obr. 1)

klonální fragment – soubor vzájemně propojených ramet (viz Obr. 1)

mateřská rostlina – zde: rostlina, z níž vznikla nová rameta (viz Obr. 1)

živinové vyhledávání (ang. foraging response) – zde: specifická odpověď mateřské rostliny na dostupnost živin



Obr. 1. Schématický nákres genety pryskyřníkus rametami (*Ranunculus reptans*)

M – mateřská rostlina

R₁ – mladá, dosud nezakořeněná rameta

R₂ – zakořeněná rameta

S – sekundární ramety

Modifikováno dle: (Van Kleunen a kol. 2000)

1. Úvod

Klonální rozmnožování je způsob vegetativního množení, při němž rostlina vytváří geneticky identické potomky (nazývané ramety), propojené alespoň krátkodobě s mateřskou rostlinou pomocí specializovaných podzemních či nadzemních orgánů. Klonalita je v rostlinné říši hojně zastoupená napříč mnoha taxonomickými skupinami a klonální rostliny se vyskytují téměř ve všech prostředích. Existuje více typů klonálního rozmnožování, jenž se liší mnoha parametry (například délkou výběžku, počtem, dobou, po kterou rostliny zůstávají ve spojení atd.), a které také mohou plnit různé funkce (Klimes 1997). Typ klonálního spojení, jímž se primárně zabývám ve své práci já – spojení pomocí nadzemních šlahounů stolonů – slouží rostlinám především ke dvěma účelům. Ke zvyšování rychlosti šíření a hustoty populace, a při vyrovnávání se s různorodými podmínkami okolního prostředí. Částečně jsem se věnovala rovněž rhizomům, podzemním oddenkům, jenž kromě šíření slouží také jako zásobní orgány (Yue a kol. 2004).

Rostliny jsou, jakožto sesilní organismy, odkázány k využívání zdrojů dostupných pouze v jejich nejbližším okolí (Dong, During a Werger 1997). Problémem ovšem je, že většina základních zdrojů, jež potřebují k přežití (jako je voda, světlo či živiny) je v přírodním prostředí velmi často uspořádána nerovnoměrně, a to buď jako směs ploch, například o různé úživnosti (Hutchings a Wijesinghe 1997, Hutchings a John 2004); nebo dokonce v recipročním zastoupení, kdy je na určitém místě jednoho zdroje dostatek, ale jiného naopak málo (Alpert 1987). Rostliny se musí s touto nevyrovnaností podmínek neustále vypořádávat. A právě mnou zkoumané typy klonálního rozmnožování jim mohou poskytovat v heterogenním prostředí velkou výhodu (He a kol. 2011, Roiloa a Retuerto 2007). Dokonce natolik velkou, že některé klonální rostliny, na rozdíl od neklonálních, v prostředí s výrazně rozrůzněnými podmínkami prospívají mnohem lépe, než tam, kde jsou jejich zdroje homogenizované (Birch a Hutchings 1994, Liao a kol. 2003).

Hlavní výhoda klonality pravděpodobně plyne z možnosti propojení více potenciálně nezávislých ramet. Takovéto spojení umožňuje klonu sdílení všech dostupných zdrojů, díky čemuž může využívat i jinak obtížně obsaditelná stanoviště, bohatá na jeden zdroj a chudá na jiný (Hutchings a Wijesinghe 1997, Hutchings 1999). Rostliny navíc mohou přizpůsobovat jednotlivé ramety k získávání těch zdrojů, kterých je v jejich okolí nejvíce (Hartnett a Bazzaz 1985, Stuefer 1996), nebo přežívat krátkodobě nepříznivé podmínky, například zasypání pískem, pomocí dodávky živin od okolních propojených rostlin (Yu a Dong 2003). Mateřské ramety mohou navíc podporovat nově vzniklé rostlinky díky dodáváním zdrojů v intenzivním kompetičním boji (Dekroon a Schieving 1991, Price, Hutchings a Marshall 1996), či při růstu na extrémních stanovištích (Pennings a Callaway 2000). Klonální rostliny tak, na rozdíl od těch

neklonálních, mohou díky tomuto sdílení zdrojů využívat mnohem větší množství extrémních habitatů, včetně těch velmi heterogenních.

Navíc spojení více ramet umožňuje těmto rostlinám v rámci habitatu, jež osidlují obsáhnout mnohem větší prostor a dokonce se po daném prostředí určitým způsobem „pohybovat“, k čemuž využívají tvorbu nových klonálních fragmentů a odbourávání těch starých (Cain 1994, Sammul a kol. 2004). Prostřednictvím rozmisťování nových jedinců ve svém bezprostředním okolí mohou klonální rostliny, na rozdíl od neklonálních, vybírat pro nové ramety přímo vhodná místa (Sammul a kol. 2004), a díky pozdějšímu dlouhodobějšímu propojení nových ramet s mateřskou rostlinou omezovat vnitrodruhovou kompetici (Bullock, Mortimer a Begon 1994). Ramety, jenž při tomto pohybu narazí na úživné, či jinak vhodné pole a obsadí jej, mohou dokonce sloužit jako živitelé, jež skrze spojení zásobují celý klon (Dekroon a Hutchings 1995). Dá se tedy přepokládat, že klonální rostliny budou usilovat o to, aby jejich ramety osídlovaly primárně právě stanoviště pro ně vhodná (například úživná) a setrvaly na nich, případně aby rychle skrze tvorbu nových spojení unikaly ze stanovišť nevhodných (kupříkladu těch s vysokou konkurencí) (Sutherland a Stillman 1988). K tomu nezřídka užívají vlastnost pro rostliny typickou a významnou – schopnost plasticky přizpůsobovat svůj růst a vývoj okolním podmínkám (Sultan 2000, Krigul a Lepik 2012).

Klonální rostliny, na rozdíl od neklonálních, mohou využívat plasticity na dvou úrovních – na úrovni jedné ramety, ale rovněž na úrovni celého klonu. Každá jednotlivá rameta totiž disponuje určitou mírou samostatnosti a může jednat jednak sama za sebe, tak, jako to činí například při již zmíněné adaptaci na převládající zdroj v jejím okolí (Roiloa a Retuerto 2007); zároveň ale funguje spolu s ostatními jako jeden celek sdílející genom – tedy jeden klonální fragment (Vuorisalo a Hutchings 1996). A právě v rámci celého klonálního fragmentu se projevuje ona vyšší úroveň plasticity, kdy rostlina upravuje různé parametry rozmnožování, například délku spojení, či rozmístění vznikajících ramet, v závislosti na prostředí, ve kterém se nachází (Alpert a Simms 2002, Cain 1994, Huber a Stuefer 1997, Vuorisalo a Hutchings 1996, Yu a Dong 2003). Tento typ celofragmentové plasticity je pro klonální rostliny typický, a zároveň možná může být i jedním z důvodů, proč je klonalita u rostlin tak běžná a úspěšná.

S ohledem na tyto skutečnosti je velmi zajímavé, že plastické změny klonálního rozmnožování mohou být podobné u mnoha rozdílných druhů rostlin – ve shodných podmínkách tedy upravují parametry klonu, jako je počet či délka výběžků, stejným způsobem (Xie a kol. 2016). Někdy jsou tyto plastické změny parametrů popisovány dokonce jako growth rules, jakási pravidla růstu pro klonální rostliny (Oborny 1994). Tato shoda může to být způsobena například tím, že dané druhy právě pomocí aktivní změny parametrů rozmnožování vyhledávají a obsazují vhodná stanoviště v heterogenním prostředí, jak již bylo zmiňováno dříve

(Sutherland a Stillman 1988). Mechanismy, které ovlivňují klonální plasticitu ještě nejsou zcela odhaleny, přestože na toto téma bylo již publikováno poměrně mnoho studií.

Většina výzkumů na téma klonální plasticity se dosud zabývala především rostlinami, které se rozmnožují pomocí stolonů, oněch nadzemních plazivých šlahounů. Pravděpodobně protože stolony, na rozdíl například od podzemních rhizomů, vykazují vyšší úroveň plasticity, a vyšší míru reakcí na podmínky okolního prostředí (Xie a kol. 2014). Hlavní příčinou bude pravděpodobně jejich funkce, spočívající primárně v šíření, a potenciálně tedy právě ve vyhledávání vhodných habitatů; naopak kupříkladu podzemní rhizomy slouží především ke shromažďování živin pro danou genetiku a již ne tolik k samotnému šíření klonu (Dong, During a Werger 1997, Krigul a Lepik 2012). Navíc rhizomy díky svému umístění pod zemí nebývají v takové míře vystaveny všem podmínkám prostředí, kupříkladu světlu, jenž má na parametry růstu jiných klonálních spojení často velký vliv (Dekroon a Hutchings 1995).

K nejčastěji zkoumaným plastickým parametrům rozmnožování u stolonotvorných rostlin pak patří jednak počet a poté délka vzniklých stolonů (Sutherland a Stillman 1988). Některé studie se zabývaly i dalšími proměnnými, například dobou, po kterou ramety zůstávají propojené (Hutchings a Wijesinghe 1997, Wijesinghe 1994) (její proměnlivosti se věnovala i má bakalářská práce); či tzv. branching angle – tedy prostorovým rozmístěním stolonů v okolí dané ramety (Cain a Damman 1997, Oborny 1994, Xie a kol. 2014). Ale právě délka a počet stolonů se zdají být z těchto parametrů nejvíce plastické a u mnoha rostlinných druhů vykazují výrazné odlišnosti odpovídající prostředí, ve kterém se daná rostlina nachází (Dekroon a Hutchings 1995, Kik, Vanandel a Joenje 1990, Sutherland a Stillman 1988). Ze základních zdrojů pro rostliny mají, alespoň podle dosavadních poznatků, nejvíce ovlivňující potenciál množství živin a světla na stanovišti (Sutherland a Stillman 1988, Xie a kol. 2014). Dostupnost vody se nezdá mít tak velký vliv na klonální plasticitu, možná kvůli její horší predikovatelnosti. Při metaanalýze, zahrnující téměř sto experimentů na toto téma, nebyl nalezen prokazatelný vztah mezi dostupností vody a parametry klonálního rozmnožování (Xie a kol. 2016).

Jedním z typických příkladů plastické reakce klonálních rostlin na množství živin, je takzvané živinové vyhledávání (foraging response). Při něm rostlina, jenž se dostane do vhodného habitatu - především do prostředí s dostatkem živin - reaguje tím, že zvýší počet svých nově produkovaných stolonů a zároveň sníží jejich průměrnou délku (Cain 1994). V podmínkách nedostatku živin naopak stejný jedinec vytvoří menší počet stolonů, ale s průměrně delšími internodiemi (Tworkoski, Benassi a Takeda 2001). Výsledkem je tedy klon s dlouhými, většinou lineárně založenými stolony v neúživném prostředí a naopak klon s mnoha krátkými, rozvětvenými stolony v prostředí úživném (Dekroon a Schieving 1991). Takovéto plastické změny byly pozorovány u většího množství rostlinných druhů. Často zkoumanými živinovými vyhledavači jsou například *Brachypodium pinnatum*, *Glechoma hederacea* (Cain 1994,

Hutchings a Wijesinghe 1997), či *Ranunculus repens* (Van Kleunen a Fischer 2001, Waite 1994); ale podobná odpověď se vyskytuje i u dalších rostlin (Luo a Dong 2002, Yu a Dong 2003).

Zkracování stolonů při růstu na úživném stanovišti bývá u živinových vyhledávačů interpretováno jako snaha o produkci nových ramet do stejně vhodných podmínek, v jakých se nachází mateřská rostlina. Díky produkci krátkých stolonů se klon snáze udrží na úživném poli z předpokládané mozaiky, a díky jejich vyššímu počtu může toto pole zcela využít (Dong a Dekroon 1994, Tworkoski, Benassi a Takeda 2001, Van Kleunen a Fischer 2001). Při vyšší celkové úživnosti habitatu totiž mohou mít výhodu především ty klonální fragmenty, které jsou větší a rychleji se množí (Campbell, Grime a Mackey 1991). Naopak při nízkém množství dostupných živin produkce dlouhých stolonů umožňuje rostlině snáze vyhledat potenciálně příznivější oblast a rychleji na ni „doputovat“ (Lenssen a kol. 2005, Yu a Dong 2003). Navíc při nízké celkové úživnosti daného prostředí může produkce dlouhých výběžků znamenat výhodu i pro celý již usazený klon, neboť ten tak pokryje větší prostor, může s vyšší pravděpodobností vyhledat i malá úživná pole a ramety mohou díky propojení sdílet své zdroje. Toho využívá například psineček *Agrostis stolonifera* při růstu na chudých písčných dunách (Kik, Vanandel a Joenje 1990).

Přestože se živinové vyhledávání zdá být velmi vhodnou plastickou odpovědí, u mnoha rostlinných druhů nebyla žádná podobná reakce pozorována (Hartnett 1993, Piqueras, Klimes a Redbo-Torstensson 1999, Walters a Reich 1996, Xie a kol. 2014). U některých, jako je například jahodka indická (*Duchesnea indica*) byla zaznamenána dokonce přesně opačná reakce: snížení počtu nově produkovaných ramet při vyšším hnojení (Gray a Call 1993) (ale zřejmě ne za všech podmínek - viz (Luo a Dong 2002)). Zdá se tedy, že tato odpověď je typická pouze pro určité druhy rostlin a že jiné rostliny spíše naopak délku stolonů při vyšší dostupnosti živin zvyšují, nebo že jejich stolony na podmínky prostředí nereagují vůbec (De Kroon a Schieving 1990).

Jedním z důvodů, proč se živinové vyhledávání u některých druhů neobjevuje, může být nevýhodnost této odpovědi – především zkracování stolonů - z hlediska zvýšení vnitroklonální kompetice mezi rametami (Lenssen a kol. 2005). Delší stolony vedou k rozmístění ramet dále od sebe, což míru kompetice snižuje. Například pryskyřník *Ranunculus reptans* při pěstování ve zvýšené populační hustotě rostlin, reagoval na zvyšující se kompetici vždy prodlužováním stolonů bez ohledu na úživnost podmínek (Van Kleunen a Fischer 2001).

Dalším negativním vlivem, působícím především proti záporné živinové odpovědi (tedy proti prodlužování stolonů v případě nedostatku živin) se zabýval ve své práci Sun a kol. (2011) jenž zjistil, že mladé ramety trávy *Buchloë dactyloides*, které se nacházejí v úživnějším prostředí, než mateřská rostlina, mohou díky své větší velikosti a tím pádem i silnějšímu transpiračnímu proudu ubírat této mateřské rostlině živiny a vodu. Podobný jev byl pozorován i u dalších druhů, například u jahodníku *Fragaria chiloensis* (Alpert 1996). Je tedy možné, že v silně heterogenním

prostředí se mateřská rostlina ani nebude snažit o aktivní rozmísťování svých ramet do vzdálenějšího, potenciálně úživnějšího habitatu, neboť by tak sama sebe ohrozila; a namísto toho bude spíše využívat sdílení menšího množství zdrojů celým klonem. To potvrzují i teoretické modely, na nichž se ukazuje, že živinové vyhledávání přinášelo rostlině nejvyšší výhody při střední celkové úživnosti prostředí, zatímco v extrémech naopak vedlo ke snižování produkce nových ramet (Dekroon a Schieving 1991, Oborny 1994).

Zdá se, že velmi důležitá je při volbě rostlinné strategie rovněž heterogenita daného stanoviště. V některých prostředích může být prostorová heterogenita podmínek natolik extrémní, že pro rostlinu ani není možné plasticky reagovat na úrovni celého klonu. V takových případech se pak spíše objevuje přizpůsobování pouze jednotlivých samostatných ramet danému mikrostanovišti (Stuefer 1996). Živinové vyhledávání nemusí rostlinám přinášet mnoho výhod ani v případě, že podmínky prostředí jsou silně časově nepredikovatelné. Tehdy se genetě naopak více vyplatí vytvořit spíše menší počet delších stolonů a ty rozmísťovat náhodně do okolí, než se snažit vytrvávat pouze na úživných místech, která ale mohou vydržet jen krátkodobě (Alpert 1990).

Nové postupy v teoretickém modelování navíc přinesly do otázky živinového vyhledávání další proměnné. Oborny a kol. (2012) zjistili, že úspěch živinového vyhledávání v modelu závisí rovněž na stáří ramety. Pro mladou, nově etablovanou mateřskou rostlinu je klíčové spíše rychlé vyhledávání vhodných ploch pro své nové ramety, než vytrvání na nich, neboť její celkové zásoby živin jsou malé. Foraging response může poskytovat výhodu až v jejím pozdějším růstu, nebo v dlouhodobějším horizontu.

Domnívám se, že živinové vyhledávání je důležitou odpovědí klonálních rostlin, jenž hraje roli ve vyhledávání úživných polí u některých druhů, ale že na přítomnost či nepřítomnost a míru této plastické reakce může mít vliv jak heterogenita podmínek a její předvídatelnost, tak intenzita kompetice na dané lokalitě.

Velmi důležité je rovněž vzít v úvahu, že ne vždy musí větší počet nově vzniklých ramet znamenat aktivní plastickou reakci klonu, neboť v případě úživného stanoviště může být tento nárůst způsoben i pouze prostou vyšší dostupností zdrojů pro rostlinu (Sutherland a Stillman 1988). Například intenzivnější hnojení u horského sedmikvítku *Trientalis europaea* způsobilo při experimentu vyšší produkci nových rhizomů, ale ty byly delší, a ne kratší, než u nehnojených rostlin, což ukazuje na to, že se možná jednalo právě pouze o vyšší investici do rozmnožování u mateřské rostliny, které se dařilo lépe (Dong, During a Werger 1997). Takovéto rostliny, které při vyšším hnojení jen navýší počet klonálních fragmentů a nesníží délku jejich internodií, jsou někdy označovány jako „pasivní usazovači“, jež aktivně nehledají a neobsazují úživné plochy, ale jen využívají nalezených živin (Cain 1994, Dekroon a Knops 1990, Van Kleunen a Fischer 2001). Je proto nezbytné při sledování plastické odpovědi na míru úživnosti posuzovat nejen počet

vzniklých ramet, ale i délku výběžků, případně další parametry, a srovnávat je s neutrálním modelem.

Krom dostupnosti živin reagují rostliny plasticky velmi často také na přítomnost a intenzitu světla. Světlo může ovlivňovat mnoho částí rostlinného těla, typickou reakcí je například změna velikosti, případně tvaru listů a stonků (Malnikova a kol. 2013, Chabot 1978). S přihlédnutím k tomuto faktu není překvapivé, že stolony klonálních rostlin, jež rostou typicky nad zemí, bývají rovněž silně foto-responsibilní (Dekroon a Hutchings 1995).

Velmi častou plastickou odpovědí klonálních rostlin na světelné podmínky je prodlužování stolonů při nedostatku světla a naopak jejich zkracování při vyšším osvětlení (Dong 1995, Yu a Dong 2003). Tato reakce byla pozorována u velkého počtu rostlinných druhů, napříč mnoha čeleděmi, jako například u zástupců *Poaceae*, *Lamiaceae* (Dekroon a Hutchings 1995), *Fabaceae* (Marcuvitz a Turkington 2000), či dokonce i u vodních rostlin, jako rdest (*Potamogetonaceae*) (Pilon a Santamaria 2002). Podobnou reakci vykazují i rostliny bez stolonů, ale se silně poléhavými stonky, jako je např. *Sanquisorba minor* (Huber, Fijan a During 1998). V některých případech jsou projevy této plasticity velmi intenzivní a výrazné, například stolony trávy *Cynodon dactylon* se při zastínění prodlouží až o 50% své délky oproti osvětleným (Dong a Dekroon 1994).

Prodlužování stolonů ve stínu může sloužit jako únikový mechanismus, při kterém se rostlina snaží umístit nové ramety co nejdál od potenciálního světelného konkurenta (Alpert 1990, Methy, Alpert a Roy 1990, Sutherland a Stillman 1988, Waite 1994, Xie a kol. 2014). Této teorii odpovídá i fakt, že v mnoha případech byla míra prodlužování výběžků velmi citlivá také na poměr red/far red světla, kdy se při nastavení vlnové délky odpovídající zastínění jinou rostlinou efekt prodlužování stolonů ještě zvýraznil (Huber 1996, Marcuvitz a Turkington 2000, Van Kleunen a Fischer 2001). Změna spektrální kvality osvětlení poskytuje rostlinám informaci o zastínění a kompetici na stanovišti, přesto většina rostlin reaguje i na umělý stín, neboť oba tyto faktory jsou vzájemně korelované – tam, kde se nachází stín od ostatních rostlin, dochází také ke snížení intenzity světla jako takového (Thompson 1993).

Při tvorbě nových stolonů v zástínu rovněž často dochází k omezení jejich počtu (Marcuvitz a Turkington 2000, Methy, Alpert a Roy 1990, Skalova a kol. 1997, Zuur a kol. 2009). Menší produkce nových ramet ve stínu může být vysvětlena přítomností trade-off mezi počtem stolonů a jejich délkou (Xie a kol. 2014). Právě snížení počtu vyprodukovaných ramet může být dle mého názoru dobrým důkazem, že rostlina se skutečně snaží pomocí plastické reakce uniknout z nevhodného prostředí - raději investuje své zdroje do tvorby menšího počtu dlouhých klonálních fragmentů, než do intenzivnějšího rozmnožování.

Je zajímavé, že silnou plastickou reakci na zastínění mají především rostliny přirozeně se vyskytující v otevřených, často lučních habitatech (Huber 1996). Naopak druhy z lesního

podrostu často vykazují mnohem slabší prodlužování stolonů při zastínění (Morgan a Smith 1981). Například pupečník *Hydrocotyle vulgaris* z otevřených habitatů reagoval na experimentální zastínění mnohem více plasticky, než obyvatel lesů pitulník *Lamiastrum galeobdolon* (Dong 1995). Podobnou odlišnost v míře plasticity v závislosti na stanovišti můžeme nalézt dokonce i u různých populací v rámci jednoho druhu – například zástupci jetele *Trifolium repens* pocházející z luční populace reagovali na zastínění mnohem intenzivnějším prodlužováním stolonů, než jedinci pocházející z lesního habitatu (Thompson 1993).

Možným vysvětlením může být předpoklad, že pro lesní rostliny je nemožné pomocí delších stolonů uniknout ze stínu stromů, jenž se obvykle nachází téměř po celé ploše podrostu, a z toho důvodu opouští plastickou strategii prodlužování stolonů jako neúčinnou (Morgan a Smith 1981) (ale neplatí to ve všech případech – viz (Sammul a kol. 2004)).

Jiná teorie poukazuje na vysokou míru kompetice o světlo na lučních stanovištích, kde se tak vyhledávání volnějších ploch bez konkurentů velmi vyplatí (Kik, Vanandel a Joenje 1990). Tuto variantu podporuje fakt, že slabší reakci na zastínění vykazují nejen rostliny z lesních habitatů, ale i ty vyskytující se všeobecně na místech s nižší mírou kompetice. Například dvě populace psineček *Agrostis stolonifera*, z nichž jedna pocházela z bohatých luk a druhá z málo osídlených příbřežních dun, se lišily právě v intenzitě reakce na zastínění, přičemž luční populace tvořila stolony delší (Kik, Vanandel a Joenje 1990). Podobně pryskyřníky *Ranunculus repens* z luk produkovaly delší stolony, než jedinci rostoucí na relativně otevřených habitatech mravenišť (Waite 1994).

Prodlužování stolonů ve stínu se však, podobně jako živinové vyhledávání, nevyskytuje u všech druhů. Některé rostliny nevykazují žádnou reakci na změnu intenzity světla (Solangaarachchi a Harper 1987)), a mnohé z nich nejsou ovlivňovány ani změnou poměru red/far red spektra (Zuur a kol. 2009). V mnoha případech takovéto rostliny reagují na zastínění spíše prodlužováním řapíků listů u jednotlivých ramet, než prodlužováním stolonů, a to i v případě, že stolony jinak běžně tvoří (Huber a Stuefer 1997). Takováto strategie s využitím plasticity na úrovni ramet může rovněž přinášet výhody, a to především v prostředích s velmi vysokou hustotou rostlin, neboť únik ze zastínění konkurenčními jedinci bude v takových habitatech při růstu směrem nahoru mnohem pravděpodobnější, než únik do strany, kde je velká šance na setkání s dalším konkurentem (Huber a Stuefer 1997).

V některých případech se zase rostlina může reagovat prodlužováním stolonů, ale přitom se nemusí jednat o únikovou strategii. Například plavuň *Lycopodium annotinum* pěstovaná v zástínu pod různými druhy brusnic (*Vaccinium*) sice prodlužovala své výběžky, ale zároveň zvyšovala jejich denzitu a intenzitu dělení, takže se v tomto případě spíše jednalo o snahu zvýšit plochu příjmového aparátu k zachytávání světla (Svensson, Floderus a Callaghan 1994).

Zdá se tedy, že strategie prodlužování stolonů při vyšším osvětlení je velmi hojně zastoupená mezi klonálními rostlinami a obzvlášť se vyplatí v habitatech, se silnou kompeticí o světlo, a/nebo v těch, kde je možné snadno „uniknout“ posunem z podrostu.

Na základě těchto poznatků je tedy možné předpokládat, že klonální rostliny reagují ve vysoké míře plasticky na okolní podmínky, především na úživnost stanoviště a na přítomnost světla. Přizpůsobování parametrů klonálního rozmnožování jim může poskytnout výhody v otázce šíření na další plochy, nebo naopak setrvávání a okupování ploch vhodných. Přesto některé otázky zůstávají nedořešeny.

Naprostá většina publikovaných prací například dosud zkoumala pouze jeden druh rostliny a dopady jednoho konkrétního parametru prostředí (například dostupnosti živin) na klonální rozmnožování, aniž by brala v úvahu možné vzájemné ovlivňování těchto proměnných. To ale v mnoha případech může nastat velmi snadno (Yu a Dong 2003). Je například možné předpokládat, že v oblasti s vysokou úživností bude zároveň vysoká populační hustota rostlin a tím i vysoká míra kompetice o světlo. V takovém případě by ale proti sobě zároveň stály dvě taktiky - jednak snaha rostliny vytrvat na daném živinově bohatém stanovišti a usídlit se zde pomocí krátkých stolonů, a jednak prodlužování stolonů jako únik zastínění. Jak by v takovém případě rostlina reagovala? Závisela by její reakce na tom, jestli se snáze dokáže vyrovnat s nedostatkem živin, nebo se zastíněním? Nebo by v takovém případě hrály roli ještě další faktory, třeba prostředí, v jakém se daný druh obvykle vyskytuje?

Problémem při podobných úvahách je rovněž právě relativně omezený počet druhů, u kterých byly reakce na různé podmínky prostředí zaznamenány. Jen velmi málo prací se zabývá vlivem rozdílných podmínek prostředí na klonální rozmnožování rostlin u většího počtu druhů najednou, v rámci jednoho experimentu, a přestože existují studie, které se věnují metaanalýze jednotlivých experimentů (např. (Xie a kol. 2014)), může být do výsledků těchto prací zanesena chyba způsobená často velmi rozdílnou metodikou jednotlivých pokusů.

Přitom mezi jednotlivými druhy mohou být v míře klonální plasticity velké rozdíly. Dokonce i takové druhy, které je možné obvykle nalézt v podobných biotopech, často vykazují různé plastické reakce na okolní prostředí (Harper a Bernhard 1985). Například zatímco popenec *Glechoma hederacea* mění délku a produkci svých stolonů v závislosti na okolním prostředí, jiná rostlina lesních lemů, jahodník *Fragaria moschata* zachovává stále stejnou délku a počet výběžků bez ohledu na dostupnost živin či případné zastínění (Alpert a Simms 2002). Nabízí se tedy otázka, zda je odlišnost v míře reakcí rostlin ovlivněna nějakým způsobem prostředím, ve kterém se daný druh obvykle vyskytuje - například zdrojem, na jehož nedostatek je ta která rostlina nejvíce adaptována; či zda spíše záleží kupříkladu na fylogenetické příslušnosti druhu. Závislost na prostředí výskytu byla nalezena například právě u prodlužování výběžků u lesních a lučních druhů, vliv jiných proměnných na jiné parametry klonálního

rozmnožování ale zatím příliš zkoumán nebyl. Odpověď na tyto otázky by přitom mohla například pomoci predikovat druhové složení rostlinných společenstev za různých podmínek.

Rozdíly v plastických reakcích se ale mohou projevovat dokonce i uvnitř druhů – jak již bylo zmíněno, různí jedinci jednoho druhu pocházející z odlišných podmínek často vykazují stejná klonální přizpůsobení, ale projevovaná ve velmi odlišné míře (Kik, Vanandel a Joenje 1990, Pilon a Santamaria 2002, Tworkoski, Benassi a Takeda 2001). Například odlišné genotypy pryskyřníku *Ranunculus reptans* z několika vzdálených populací reagovaly na kompetici na stanovišti různou mírou prodlužování stolonů (Van Kleunen a Fischer 2001). Na druhou stranu Clevering a kol. (2001) konstatují, že rákos *Phragmites australis* tvoří rozsáhlé ekotypy zahrnující mnoho populací, jenž jsou přizpůsobeny určitým podmínkám, působícím na velkých škálách, například klimatickým, a jednotlivé populace a jedinci pak samy o sobě mají už jen malou plasticitu. Podobně malý vliv genotypu byl pozorován i u pýrovníku (*Elymus*) jehož dva druhy, každý z trochu jiných podmínek, vykazovaly stejné reakce na živiny, podobající se v tomto případě klasickému živinovému vyhledávání (Alpert 1990). Je tedy možné, že u některých druhů je různorodost vnitrodruhové plasticity vyšší, než u jiných? Může to nějak souviset s prostředím, ve kterém se tyto druhy běžně vyskytují? Domnívám se, že dosud vzniklo příliš málo studií na toto téma, abychom mohli na podobné otázky uspokojivě odpovědět.

Hlavním cílem mé práce je rozšíření znalostí o vlivu podmínek na klonální rozmnožování rostlin, přičemž na rozdíl od předchozích výzkumů jsem si ke zkoumání zvolila více podmínek prostředí a více rostlinných druhů z několika čeledí najednou. Od rozšíření vlivu prostředí na dva parametry – dostupnost živin a intenzitu světla - jsem si slibovala možnost sledovat i jejich případné vzájemné interakce. Navíc jsem ve svém výzkumu použila několik úrovní hnojení rostlin, ne pouze dva extrémy, jak bylo dosud ve většině experimentů obvyklé, což jsem chtěla využít k lepšímu pochopení změn plastické rostlin reakce podél živinového gradientu. Užití více druhů bylo pak zvoleno jednak pro prosté rozšíření obecných znalostí o plastických reakcích jejich klonálního rozmnožování, a jednak jako možnost porovnávat případné odpovědi jednotlivých druhů na základě jejich fylogenetické příslušnosti anebo prostředí, v jakém se obvykle vyskytují.

Tato práce má tři hlavní části. V první jsem se věnovala experimentu na jednom druhu, jahodníku obecném (*Fragaria vesca*), a jeho účelem bylo především ověření funkčnosti navrženého experimentálního designu, zodpovězení otázek o vlivu podmínek prostředí na tento druh a zjištění, zdali bude dostupnost světla a živin vykazovat nějakou míru vzájemného ovlivnění.

Druhý experiment se týkal rovněž jahodníku obecného, ale jeho klonální plasticita byla při něm zkoumána v terénních podmínkách. Snažila jsem se prokázat, že vztahy mezi prostředím a parametry klonálního rozmnožování zjištěné v prvním pokusu, se vyskytují i ve volné přírodě,

navíc jsem se chtěla zaměřit i na některé další vlivy, jenž by mohly na klonální rozmnožování působit. Bohužel tento experiment se nepodařilo dovést ke zdárnému výsledku.

Ve třetím pokusu jsem se zaměřila na zodpovězení otázek o klonální plasticitě v širším kontextu, především o její variabilitě mezi jednotlivými druhy. Využila jsem ověřený postup z prvního skleníkového experimentu, ale uplatnila jsem jej na šest rozdílných rostlinných druhů, lišících se typem klonálního rozmnožování, a jejich odpovědi na podmínky prostředí jsem následně porovnávala mezi sebou.

Hlavní položené otázky celé práce byly: ovlivňuje množství světla a hnojiva růst výběžků klonálních rostlin? A jakým způsobem?

Reagují rostliny z podobných stanovišť při tvorbě výběžků na různé podmínky prostředí shodně, či odlišně? A případně jakým způsobem, a v jaké míře se liší?

Reagují rostliny ze stejné čeledi, případně se stejným typem klonálního rozmnožování na podmínky při růstu výběžků stejně? A jak se případně liší?

2. Tvorba a růst stolonů u jahodníku obecného (*Fragaria vesca*)

2.1. Postup

2.1.1. Podmínky experimentu

Experiment měl za cíl sloužit jako pilotní výzkum, který mi umožní ověřit funkčnost navržené metodiky a zároveň zodpoví dosud nevyjasněné otázky o vlivu prostředí (dostupnosti světla a hnojení, případně jejich kombinací) na klonální rostlinu, konkrétně jahodník obecný (*Fragaria vesca*). Jahodník byl vybrán jako modelový druh pro jeho snadnou dostupnost, rychlou tvorbu stolonů a nenáročnost na pěstování.

Tato vytrvalá bylina patřící do čeledi *Rosaceae* roste v celé Eurasii i v Severní Americe. Její široká ekologická valence ji umožňuje osídlit mnoho typů biotopů, velmi hojná je na loukách a lesních lemech (Chen a kol. 2004), přičemž přednost dává spíše méně úživným habitatům (Angevine 1983). Klonální rozmnožování hraje u jahodníku velkou roli, neboť úmrtnost semenáčků je v přírodě velmi vysoká. Šíření semeny slouží pravděpodobně pouze k obsazování nových, vzdálenějších habitatů (Schulze a kol. 2012), zatímco klonální rozmnožování umožňuje jahodníku úspěšné množení i v nepříznivých podmínkách (Malnikova a kol. 2013). K tomuto rozmnožování slouží stolony, jejichž průměrná životnost je obvykle od šesti měsíců do jednoho roku, přičemž v tomto rozpětí vykazují velkou variabilitu (Roiloa a Retuerto 2007). Každý rok vytvoří jahodník velký počet nových stolonů (Chen a kol. 2004), což umožňuje sledovat tvorbu nových výběžků přímo v procesu, při reakci na možné gradienty prostředí.

U rostlin byly v průběhu tohoto experimentu zkoumány vlivy dvou parametrů prostředí – rozdílných světelných podmínek a dostupnosti živin. Obě tyto proměnné jsou poměrně snadno manipulovatelné i v pokusných podmínkách a je možné bez problémů sledovat jejich případné vzájemné ovlivňování, při relativně jednoduchém experimentálním designu. U jahodníku byla navíc v předchozích studiích již prokázána reakce na změny v intenzitě hnojení i na odlišné světelné podmínky, která spočívala ve změně počtu a rozměrech listů a rovněž ve změněné produkci stolonů (Chabot 1978, Malnikova a kol. 2013).

Pokus probíhal v experimentálním skleníku Přírodovědecké fakulty od 4. 12. 2014 do 8. 4. 2015. V této době neklesaly teploty ve skleníku pod 10 stupňů, takže rostliny byly chráněny před nepříznivými venkovními podmínkami a zároveň světelné podmínky v zimním období umožňovaly snadnou manipulaci s množstvím dostupného světla.

Na počátku experimentu bylo náhodně vybráno 80 sazenic jahodníku obecného (*Fragaria vesca*). Sazenice byly vypěstovány ze semen pocházejících od firmy Planta Naturalis a před započatím experimentu byly pěstovány v podmínkách skleníku po dobu několika měsíců.

Všechny vybrané sazenice měly podobnou velikost, průměrný počet listů na jednu rostlinu byl 3, přičemž žádná rostlina neměla více než 6, či méně než 2 listy. Všechny sazenice byly před započítáním pokusu zbaveny případných suchých listů, jejich kořeny byly očištěny a zkráceny na jednotnou délku 4 – 5 cm. Následně byly rostliny zasazeny jednotlivě do květináčů 7x8 cm o objemu 200 ml, vyplněných čistým pískem.

Po týdnu, určeném k bezproblémovému zakořenění sazenic, byly jahodníky rozděleny do dvou skupin po 40 jedincích. Jedna skupina byla následně pěstována v přirozených světelných podmínkách skleníku, zatímco druhá byla uměle přisvětlována (viz Obr. 2.).

Pro svícení byla použita lampa LumiGrow 325PRO, jež vyzařuje především světlo ve spektru vhodném pro fotosyntézu rostlin (kolem 400 a 650 nm). Tato lampa neprodukuje téměř žádné teplo, a proto by její užití nemělo měnit přirozené teplotní podmínky ve skleníku. Doba svícení byla nastavována pomocí automatického spínání tak, aby odpovídala přirozené délce dne. Pozice rostlin v rámci osvětlené i neosvětlené skupiny byly jednou týdně pravidelně obměňovány tak, aby byl eliminován případný světelný gradient a podmínky pokusu celkově unifikovány.

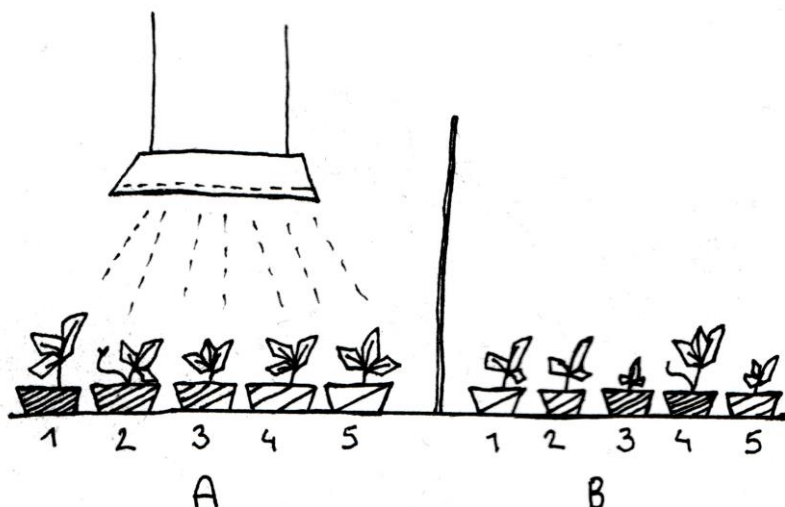
Jahodníky z obou skupin, jak přisvětlované, tak nepřisvětlované, byly dále rozděleny do pěti menších podskupin (viz Obr. 2.), v každé tak bylo po osmi jedincích. Každá tato skupina byla následně vystavena jinému množství živin. Živiny byly sazenicím dodávány ve formě tekutého hnojiva Wuxal super (N:P:K = 8:6:6, výrobce: Agro Aliance s.r.o.), ředěného v různých poměrech destilovanou vodou. V rámci skupin bylo množství hnojiva určeno následovně: 1. skupina 0,15% roztok hnojiva, 2. 0,1% roztok, 3. 0,05% roztok, 4. 0,02% roztok a 5. 0,01% roztok. Výrobcem doporučená koncentrace hnojiva pro jahodník je přitom mezi 0,1 a 0,2% hnojiva, při hnojení jednou týdně.

2.1.2. Průběh experimentu

Hnojení rostlin probíhalo pravidelně jednou týdně, a každé rostlině bylo vždy dodáno 20 ml roztoku hnojiva a destilované vody. Od poloviny března bylo navíc zalévání sazenic zvýšeno o dalších 20 ml destilované vody jednou týdně, z důvodu stoupajících venkovních teplot s nimi i vyšších vodních nároků rostlin.

U jednotlivých jahodníků byla zaznamenávána přítomnost a doba objevení květů a stolonů, přičemž u stolonů byla po vyrašení následně pravidelně každý týden měřena jejich délka. Měřena byla rovněž délka čepele všech listů, jež sloužila jako zástupný ukazatel velikosti rostlin. Při tomto měření byly vždy změřeny všechny listy rostliny a to ve své nejdelší části – podél středu čepele (viz Obr. 3.). Délky listů byly zaznamenány pro všechny jahodníky (bez ohledu na jejich produkci stolonů) před začátkem pokusu, tj. 8. 12. 2014, a následně zhruba v jeho polovině, tj. 3. 3. 2015. Naměřené hodnoty následně posloužily jako ukazatel růstu

a vývoje jahodníků v závislosti na experimentálních podmínkách. Délka listů byla také změřena u všech rostlin ve chvíli, kdy u nich bylo zaznamenáno vyrašení nového stolonu.

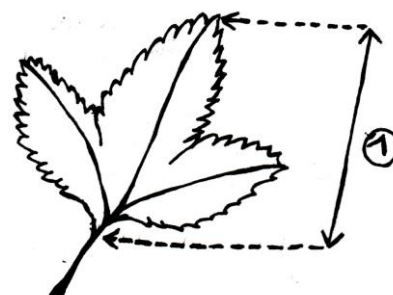


Obr. 2: Schéma prvního pokusu

A – přisvěcované rostliny

B – nepřisvěcované rostliny

1 - 5 – různé úrovně hnojení



Obr. 3.: Měření délky listu

1 – měřená délka střední části čepele

2.2. Zpracování výsledků

Všechna zaznamenaná data byla zpracována ve statistickém programu R, verze 3.1.0. 2014 (R 2014). Analyzovala jsem vliv hlavních proměnných – dostupnosti světla a úrovně hnojení (tato úroveň byla ve všech testech brána jako stupeň hnojení skupiny – tedy v rozsahu 1 - 5) – spolu s vlivem velikosti rostliny na počátku a v polovině pokusu, na tvorbu stolonů, jejich délku a datum vytvoření. Protože jsem chtěla otestovat vliv proměnných ne pouze samostatně, ale i v možné vzájemné interakci, postupovala jsem vždy stejným způsobem – nejprve jsem vytvořila model, jenž jako prediktory obsahoval všechny základní proměnné samostatně i ve vzájemné interakci a následně jsem jej postupně zjednodušovala.

Při testování, která proměnná má vliv na produkci stolonů jsem tak nejprve vytvořila zobecněný lineární model (GLM) binomické rodiny, jenž obsahoval jako závislou proměnnou vytvoření stolonu (ano/ne) a jako prediktory všechny dostupné proměnné – tedy úroveň hnojení a dostupnost světla, velikost rostliny při prvním měření (na počátku pokusu), velikost rostliny při druhém měření (v polovině pokusu), a přítomnost či nepřítomnost kvetení. Následně jsem na tento model použila funkci step (automated model simplifikation), která na základě Akaikeho informačního kritéria (AIC) hodnotí vliv jednotlivých prediktorů na závislou proměnnou (a to jak samostatně, tak v interakci s ostatními) a zpětně zjednodušuje model,

pomocí odstraňování těch prediktorů, jež jsou pro modelování dané závislosti postradatelné (jejich vliv na AIC modelu je malý, nebo žádný).

V případě, že výsledný model obsahoval i po proběhnutí stepu více, než jednu určující proměnnou, pokusila jsem se jej ještě zjednodušit dalším postupným odstraňováním jednotlivých zahrnutých prediktorů, či jejich interakcí. Po odstranění každého prediktoru jsem vždy srovnávala nový zjednodušený a původní model (výsledek step funkce) pomocí likelihood-ratio testu. Rovněž jsem vždy porovnávala zjednodušený a původní model na základě jejich AIC. Pokud se zjednodušený model signifikantně nelišil od původního modelu (výsledku step funkce) dle likelihood-ratio testu, a pokud se AIC obou modelů nelišilo o více, než dva body (tato hodnota byla zvolena na základě práce Burnham a kol. (2002)), brala jsem modely jako shodné a daný prediktor či interakci jsem z modelu vyřadila, neboť neměla na závislou proměnnou (v tomto případě produkci stolonů) signifikantní vliv. Opakováním tohoto postupu jsem nakonec vytvořila model obsahující nejmenší možný počet proměnných, jež mají na produkci stolonů vliv, a zároveň jsem takto mohla posoudit i případné interakce více parametrů prostředí. Průkaznost výsledného modelu jsem poté vždy hodnotila jeho srovnáváním s nulovým modelem, a to opět na základě likelihood-ratio testu a srovnáváním AIC nejlepšího a nulového modelu.

Velmi podobným způsobem jsem analyzovala i vliv hlavních proměnných (světlo, hnojení, velikost rostliny při prvním a druhém měření a počet stolonů) na maximální dosaženou délku stolonů na konci pokusu (závislá proměnná). Opět jsem vytvořila model, obsahující vliv všech hlavních proměnných v interakci a ten jsem následně zjednodušovala. Pro tuto analýzu jsem použila základní lineární model. Ke zjednodušení modelu jsem opět využila funkci step a následně i další postupné zjednodušování, kdy jsem opět po jedné odstraňovala z modelu jednotlivé proměnné, případně jejich interakce, a hodnotila jsem jejich vliv na závislou proměnnou pomocí srovnávání zjednodušeného a původního modelu likelihood-ratio testem a srovnáváním AIC. Průkaznost výsledného modelu jsem opět testovala porovnáním s nulovým modelem likelihood-ratio testem a srovnáním AIC nulového a výsledného modelu.

Obdobně bylo hodnoceno, které proměnné ovlivňují dobu, kdy se budou stolonky tvořit. Nejprve byly všechny proměnné otestovány dohromady při vzájemné interakci pomocí lineárního modelování (lm); přičemž datum vytvoření stolonu bylo určeno jako závislá proměnná (data o tvorbě stolonů byla pro účely analýzy převedena na hodnoty odpovídající týdnům v průběhu pokusu, tedy 1 = první týden pokusu, 2 = druhý týden...) a úroveň hnojení, dostupnost světla, velikost rostlin na počátku a polovině pokusu a přítomnost kvetení jako prediktory. Opět jsem použila funkci step pro zjednodušení základního modelu a výsledný model jsem testovala proti nulovému modelu pomocí likelihood-ratio testu a srovnáváním AIC obou modelů.

Protože se ukázalo, že na parametry klonálního rozmnožování jahodníku má prokazatelný vliv velikost rostlin měřená v polovině pokusu a přítomnost kvetení (viz kapitola Výsledky), otestovala jsem dále, které proměnné by mohly tuto velikost a případné kvetení ovlivňovat. Pro vliv proměnných na kvetení jsem jako základní model použila zobecněný lineární model (GLM) binomické rodiny, kde jako závislá proměnná bylo zadáno proběhnutí kvetení (ano/ne) a jako určující proměnné dostupnost světla, úroveň hnojení, produkce stolonů a obě naměřené velikosti rostlin. Model jsem opět následně zjednodušila pomocí step funkce a postupným testováním vlivu zahrnutých prediktorů, podobně jako v předchozích případech. Vliv proměnných na velikost rostliny jsem testovala obdobně, pomocí zjednodušování základního lineárního modelu (lm), jež obsahoval jako závislou proměnnou velikost rostliny při druhém měření a jako prediktory světlo, hnojení a velikost rostlin na počátku pokusu. Výsledné modely pro vliv proměnných na kvetení i velikost rostlin jsem poté hodnotila srovnáváním s nulovým modelem pomocí likelihood-ratio testu a AIC.

Na závěr jsem se ještě pokusila zjistit, které proměnné mají vliv na datum, kdy rostlina vykvetla. Postupovala jsem shodně jako při hodnocení vlivu proměnných na datum vytvoření stolonu, pouze jsem za závislou proměnnou určila proběhnutí kvetení, a mezi prediktory jsem naopak zahrnula i vytvoření stolonu.

2.3. Výsledky

V průběhu experimentu jedna rostlina uhynula, 17 jedinců vykvetlo, 29 vytvořilo stolon a z nich 7 vykvetlo a zároveň vytvořilo stolon. Žádná rostlina neměla více než jeden stolon. Za jeden týden prodloužil jahodník svůj stolon průměrně o 1,72 cm. Podařilo se prokázat, že jak počet, tak délka stolonů jsou u tohoto druhu alespoň částečně ovlivňovány podmínkami prostředí. Jako výrazné proměnné, mající dopad na více parametrů klonálního rozmnožování, se ukázaly být intenzita hnojení a velikost rostlin (viz Tab. 1.). Jahodníky byly ve své produkci stolonů rovněž ovlivňovány tím, zda u nich proběhlo či neproběhlo kvetení. Světlo naopak nemělo na klonální rozmnožování při tomto experimentu žádný prokazatelný vliv. Je zajímavé, že produkci či délku stolonů nijak neovlivňovala ani velikost rostlin na počátku pokusu.

Produkce stolonů byla prokazatelně závislá na intenzitě hnojení (Estimate = 0,958), velikosti rostliny při druhém měření (Estimate = 0,159), přítomnosti či nepřítomnosti kvetení (Estimate = 0,355) a dále na kvetení v interakci s úrovní hnojení ($p < 0,0001$; Estimate = 0,803) a na interakci kvetení a velikosti rostliny ($p = 0,039$; Estimate = - 0,615). Model zahrnující všechny tyto proměnné byl celkově signifikantně průkazný ($p < 0,0001$, AIC = 66, AIC nulový model = 99). Více hnojené a větší rostliny tedy vyprodukovaly prokazatelně více stolonů. Rovněž rostliny, které kvetly, produkovaly stolonů více, a tento efekt se ještě zesílil, pokud byly tyto rostliny zároveň více hnojeny. Naopak výsledek interakce kvetení a velikosti rostliny se ukázal jako záporný; větší rostliny shodné velikosti tedy buď spíše kvetly, nebo produkovaly stolony, přičemž tyto dva trendy pravděpodobně působily proti sobě – pokud rostlina vykvetla, pravděpodobnost, že vytvoří stolon, byla tímto kvetením snížena.

Na maximální dosaženou délku stolonů v závěru pokusu měl v tomto experimentu prokazatelný vliv pouze jejich počet ($p < 0,0001$; Estimate = 6,878). Model byl průkazný ($p < 0,0001$, AIC = 403, AIC nulový model = 461) a vysvětloval 53% variability v naměřených délkách (Adjusted R-squared = 0,526). Je logické, že u rostlin, jež vyprodukovaly více stolonů, byla zaznamenána i jejich vyšší celková délka. Naopak světlo, hnojení, ani velikost rostliny tuto délku oproti očekávání nijak signifikantně neovlivňovaly.

Na datum, kdy se začnou stolony tvořit, mělo prokazatelný vliv pouze kvetení rostlin ($p = 0,034$; Estimate = 0,499). Model byl celkově průkazný ($p < 0,0001$, AIC = 81, AIC nulový model = 197). Rostliny, jež kvetly, tedy vytvořily stolon prokazatelně později (datum bylo převedeno na týdny, kdy 1 = první týden pokusu, 2 = druhý týden atd. – kladná směrnice přímky tedy ukazuje na pozdější produkci). V tomto ohledu je důležité zmínit, že všechny zkoumané jahodníky nejprve kvetly, a teprve poté tvořily stolony.

Na velikost rostlin při druhém měření mělo ze studovaných proměnných signifikantní vliv pouze hnojení ($p < 0,001$; Estimate = 0,9). Rostliny rostoucí v prostředí s vyšší úrovní hnojení tedy byly větší, a tento model byl signifikantně průkazný ($p < 0,0001$, AIC = 380, AIC

nulový model = 397). Závislostí na úrovni hnojení se podařilo vysvětlit necelých 20% variability ve velikosti rostlin (Adjusted R-squared = 0,199).

Nepodařilo se prokázat žádnou signifikantní závislost mezi některou z testovaných proměnných (světlo, hnojení, velikost rostliny při prvním či druhém měření, produkce stolonů) a pravděpodobností, že rostlina pokvete. Ani model, zahrnující všechny tyto proměnné a jejich vzájemné interakce nebyl statisticky průkazný ($p = 0,819$, AIC = 96, AIC nulový model = 88). Podařilo se ale prokázat, že rostliny, které byly v polovině pokusu větší, kvetly dříve, než menší rostliny - datum kvetení bylo závislé na velikosti rostlin a tato závislost byla statisticky prokazatelná ($p = 0,022$; Estimate = - 0,198 – datum bylo převedeno na týdny, kdy 1 = první týden pokusu, 2 = druhý týden atd. – záporná směrnice přímky tedy ukazuje na dřívější kvetení).

Tabulka 1.: <i>Fragaria vesca</i>	p - hodnota	směrnice přímky	standartní chyba
model: výběžky počet ~ hnojení + velikost II + kvetení + hnojení:kvetení + velikost II:kvetení			
intercept		-5,324	1,333
výběžky počet ~ hnojení		0,958	0,316
výběžky počet ~ velikost II		0,159	0,121
výběžky počet ~ kvetení		0,355	0,317
výběžky počet ~ hnojení:kvetení	<0,0001	8,033	1,362
výběžky počet ~ velikost II:kvetení	0,039	-0,615	0,380
model: výběžky délka ~ výběžky počet			
intercept		0,477	0,755
výběžky délka ~ výběžky počet	<0,0001	6,884	0,739
model: velikost II ~ hnojení			
inetercept		3,230	0,650
velikost II ~ hnojení	<0,0001	0,900	0,198
model: výběžky datum~ kvetení			
intercept		1,042	0,140
datum ~ kvetení	0,034	0,499	0,235
model: kvetení datum ~ velikost II			
intercept		2,228	0,356
kvetení datum ~ velikost II	0,022	-0,198	0,086

Tabulka 1: Vliv proměnných na tvorbu a délku výběžků u jahodníku

Vysvětlivky: velikost II = velikost rostliny při druhém měření, kvetení = přítomnost květů (ano/ne)

3. Tvorba a růst stolonů u jahodníku obecného (*Fragaria vesca*) v přírodním prostředí

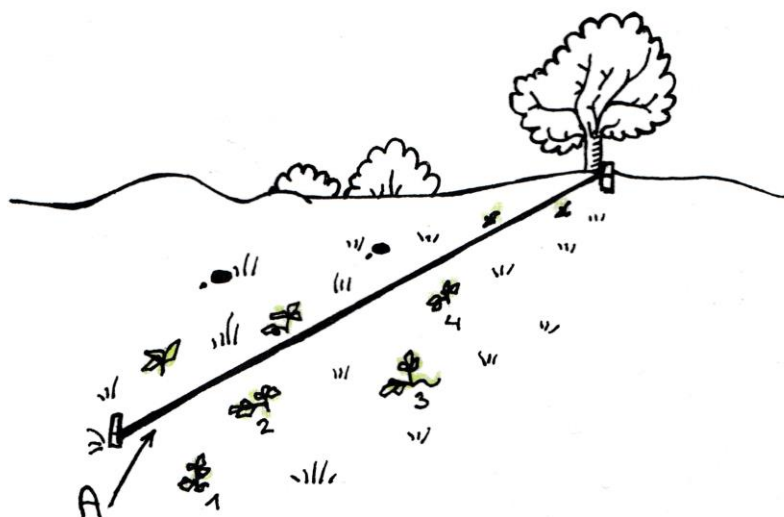
3.1. Postup

3.1.1. Podmínky experimentu

Cílem tohoto pokusu bylo ověřit funkčnost zjištěného vlivu světla a hnojení na růst stolonů u jahodníku v přirozených podmínkách a zároveň případně odhalit další proměnné, jež by mohly mít na růst stolonů vliv, jako je intenzita kompetice na stanovišti, vlhkostní podmínky habitatu, zastoupení dalších rostlinných druhů a podobně. Plán pokusu spočíval v měření tvorby stolonů u divokých rostlin, rostoucích podél světelného, a případně i živinového gradientu.

Pokus probíhal od 22. 5. 2015 do 5. 8. 2015, kdy musel být ukončen z důvodu úhynu naprosté většiny zkoumaných rostlin. Experimentální plocha se nacházela na okraji Prahy v oblasti Děvína a PR Prokopské údolí. GPS souřadnice plochy jsou: N 50° 2' 33,8''; E 14° 22' 11,9'' a nadmořská výška se pohybuje kolem 305 m. n. m. Tato lokalita byla vybrána z důvodů vhodného, dostatečně heterogenního prostředí, velké populace jahodníku a dobré dostupnosti. Plocha je porostlá zapojeným travinným společenstvem krátkostébelné stepi s dominantní kostřavou walliskou (*Festuca valesiaca*), kostřavou žlábkatou (*Festuca rupicola*) a sveřepem vzpřímeným (*Bromus erectus*), místy se vyskytují roztroušené křoviny (převážně trnky *Prunus spinosa*) a stromy (převážně jabloně *Malus sylvestris* a hrušně *Pyrus pyraeaster*).

Lokalita byla v rámci experimentu rozdělena na dva sektory, vzdálené od sebe cca. 30 m. Každý z nich tvořil rovný transekt o délce 18 m, podél jehož průběhu byly označeny všechny rostliny jahodníků, rostoucí ve vzdálenosti nižší než 20 cm od linie transektu (viz Obr. 4.). Transekty byly vybrány a vedeny s ohledem na jejich co nejvyšší heterogenitu. První transekt směřoval napříč mírným svahem a jedna jeho část ležela v zastínění většího stromu hrušně polničky (*Pyrus pyraeaster*). Na tomto transektu bylo označeno 56 jahodníků, rovnoměrně rozložených po celé jeho délce. Druhý transekt byl položen poněkud výše na svahu a vedl horizontálně, přičemž na jeho průběhu se nacházela menší terénní sníženina a koncová část byla zastíněná mohutným porostem svídy krvavé (*Cornus sanguinea*). Na tomto druhém transektu se nacházelo 55 jahodníků. Všechny jahodníky zahrnuté do pokusu byly nezaměnitelně označeny plastovými kroužky.



Obr. 4.: Schéma druhého pokusu
A – transekt
1 - 4 – označené jahodníky

3.1.2. Průběh experimentu

Pravidelně, jednou za 14 dní, byla prováděna kontrola lokality, při níž byl zaznamenáván počet a délka vyprodukovaných stolonů každého jahodníku. Ve stejném intervalu byla měřena i délka listů, která sloužila, podobně jako v prvním experimentu, jako ukazatel velikosti rostliny (opět byla zaznamenávána délka prostřední části čepele u všech listů rostliny). Rovněž bylo sledováno kvetení, jeho datum, a zapisován počet vytvořených květů. V rámci pokusu bylo také plánováno vytvoření sady fytoecologických snímků, vždy vedených podél linie transektu, z nichž by byly následně odečteny Ellenbergovy indikační hodnoty (Ellenberg 1974), sloužící jako ukazatele klimatických podmínek na stanovišti. Tyto hodnoty by pak byly srovnávány s naměřenými daty o počtu a délce stolonů (případně o přítomnosti kvetení) jahodníků uvnitř toho kterého snímku, což by mohlo ukázat na vliv podmínek prostředí na plasticitu stolonů, podobně jako v prvním pokusu.

Bohužel již v polovině června začalo u jahodníků docházet k opadu listů, usychání již vytvořených stolonů a následně i k úhynu celých rostlin. V průběhu července se počet označených přežívajících jahodníků snížil na méně než polovinu, a při ukončení pokusu, tj. 5. 8. bylo na celé ploše nalezeno pouze 13 posledních rostlin, z nichž žádná neměla ani jeden stolon. Důvodem pro tento masový úhyn byly patrně velmi vysoké teploty, které v letních měsících panovaly, v kombinaci se sníženým množstvím srážek. Teploty se v průběhu července pohybovaly až o 5°C výše nad dlouhodobým průměrem, zatímco srážky nedosahovaly ani poloviny obvyklých hodnot (CHMU 2015). Zároveň s úhynem jahodníků došlo ve společenstvu i k vymizení většiny ostatních druhů, krom nejodolnějších travin, což znemožnilo vytvoření fytoecologických snímků a pozdější zpracování dat o dostupnosti živin, vlhkosti i dalších podmínek na lokalitě.

3.2. Zpracování výsledků

Kvůli nepříznivým klimatickým podmínkám musel být pokus zastaven ještě před sesbíráním většiny důležitých dat. Přesto jsem se pokusila zpracovat alespoň data o velikosti rostlin, kvetení a přítomnosti či nepřítomnosti stolonů u jahodníků z prvních čtyř měření, tedy z doby, kdy ještě nedocházelo k tak masivnímu úhynu rostlin ani k odumírání stolonů (viz Graf 1.). Data z pozdějších měření (tedy po 30. 6.) jsem již dále do zpracování nezahrnovala z obavy, že extrémní podmínky na lokalitě mohly získané výsledky ovlivnit. Navíc od konce června většina zkoumaných jahodníků snižovala výrazně počet svých listů a docházelo k opětovnému zkracování stolonů, případně k jejich odumírání, přičemž po tomto období nebyl již žádný nový stolon vytvořen a ani u žádného jedince nedošlo ke kvetení.

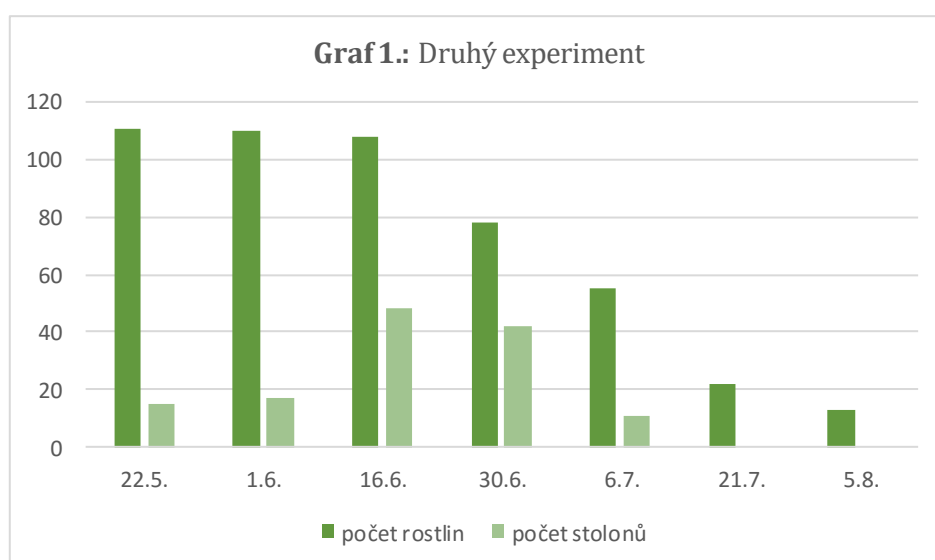
V průběhu prvních čtyř měření vytvořilo stolon celkem 48 rostlin (z celkového počtu 111 jedinců), 44 rostlin vykvetlo, z toho 12 vykvetlo a zároveň vytvořilo stolon a 33 rostlin uhynulo – většina z nich přitom uhynula v období mezi třetím a čtvrtým měřením. Žádná rostlina neměla v průběhu pokusu více, než jeden stolon. Naměřená data o velikostech rostlin, počtu a délce stolonů, přítomnosti kvetení a případném úhynu jsem následně statisticky zpracovala v programu R, verze 3.1.0. 2014 (R 2014).

Testování vlivu proměnných jsem prováděla podobně, jako u skleníkového pokusu s jahodníkem. Nejprve jsem tedy vždy vytvořila model, zahrnující vliv všech vybraných prediktorů (samostatně i v interakci) na určenou závislou proměnnou, a ten jsem následně zjednodušila pomocí funkce `step` (automated model simplification). Z modelu, jenž byl výsledkem tohoto zjednodušení, jsem poté ještě odstranila ty prediktory (případně jejich interakce), jejichž vliv se ukázal jako neprůkazný při srovnávání původního a prediktor-neobsahujícího (zjednodušeného) modelu v páru pomocí likelihood-ratio testu; a jejichž odstranění nezměnilo AIC výchozího modelu o více, než 2 body. Průkaznost konečného výsledného modelu jsem testovala opět srovnáním s nulovým modelem pomocí likelihood-ratio testu a srovnáváním jejich AIC.

Produkce stolonů byla testována jako závislá proměnná proti velikosti rostliny z prvního měření na počátku pokusu, poslední naměřené velikosti (tedy buď velikosti rostliny při posledním, čtvrtém měření, nebo velikosti, které daná rostlina dosáhla předtím, než u ní došlo k úhynu) a proběhnutí kvetení (ano/ne). Závislost jsem testovala pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM) binomické rodiny. Obdobným způsobem, rovněž pomocí GLM, byl testován také vliv velikosti rostliny na počátku pokusu a při posledním měření (prediktory) na proběhnutí kvetení (závislá proměnná).

Vliv velikosti rostliny při prvním a při posledním měření (prediktory) na dosaženou délku stolonů (závislá proměnná) byl testován pomocí základního lineárního modelu (`lm`).

Dále jsem zjišťovala, zda některá z měřených proměnných (velikost rostliny, počet a délka stolonů, kvetení) nemá vliv na pravděpodobnost úhynu jedince. Tato závislost byla testována pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM) binomické rodiny, kde jako závislá proměnná bylo zvoleno uhynutí rostliny v průběhu prvních čtyř měření (ano/ne) a jako prediktory vybrané proměnné. Podobným způsobem jsem se pokusila rovněž zjistit, zda některá z proměnných nebude mít vliv na dobu, kdy k úhynu rostliny došlo. Tato závislost byla testována pomocí lineárního modelování (lm) a to tak, že jako závislá proměnná bylo určeno datum, kdy došlo k úhynu (zaznamenáno jako 1 = úhyn mezi prvním a druhým měřením, 2 = úhyn mezi druhým a třetím měřením, 3 = úhyn mezi třetím a čtvrtým měřením) a jako prediktory byly zvoleny: velikost rostliny na počátku pokusu, velikost rostliny při posledním měření, než došlo k úhynu, případný vznik stolonů, délka stolonů a kvetení.



Graf 1.: na **ose x** je zobrazeno datum, kdy došlo ke sčítání rostlin a stolonů; na **ose y** pak zaznamenané počty rostlin a stolonů (v obou transektech dohromady)

3.3. Výsledky

Bohužel, možná právě z důvodu nevhodného působení podmínek na lokalitě, se z naměřených dat nepodařilo získat téměř žádné signifikantní výsledky. Jako prokazatelný se ukázal být pouze vliv velikosti rostliny na počátku pokusu na pravděpodobnost vytvoření stolonu ($p = 0,047$; Estimate = 0,955) (viz Tab. 2.). Rostliny, jež byly na počátku pokusu větší, tedy měly vyšší pravděpodobnost, že vytvoří stolon. Model byl signifikantně prokazatelný ($p = 0,037$, AIC = 69, AIC nulový model = 72). Kupodivu, velikost rostliny při posledním měření již neměla na tuto pravděpodobnost vytvoření stolonu signifikantní vliv.

Na délku stolonů měla prokazatelný vliv velikost rostlin na počátku pokusu (Estimate = 0,405), tato velikost v interakci s kvetením ($p = 0,006$; Estimate = - 0,552), kvetení (Estimate = 8,313) a samozřejmě také počet vytvořených stolonů ($p = <0,0001$; Estimate = 11,275). Model byl celkově prokazatelný ($p = <0,0001$, AIC = 287, AIC nulového modelu = 368) a vysvětluje 43% variability v délce stolonů (Adjusted R-squared = 0,427). Můžeme tedy říci, že rostliny, jež byly na počátku pokusu větší, vyprodukovaly delší stolonu (a rovněž jich měly více). Také stolonu kvetoucích rostlin byly prokazatelně delší. Stejně jako v předchozím pokusu, i zde se ale projevil negativní vliv obou proměnných ve vzájemné interakci – zdá se tedy, že pokud byly rostliny větší velikosti, *a zároveň* kvetly, vyprodukovaly naopak signifikantně méně stolonů, než ostatní.

Na pravděpodobnost úhynu jahodníku neměla žádná z měřených proměnných (tedy ani velikost rostlin na počátku pokusu, ani velikost při posledním měření, přítomnost stolonů, či kvetení) signifikantní vliv. Ani model zahrnující všechny proměnné nebyl celkově průkazný ($p = 0,237$, AIC = 69, AIC nulového modelu = 64). Nepodařilo se vytvořit ani žádný signifikantní model závislosti některé z testovaných proměnných na době úhynu rostlin (model obsahující všechny proměnné: $p = 0,141$, AIC = 43, AIC nulový model = 42).

Nepodařilo se prokázat ani vliv naměřených velikostí rostliny na pravděpodobnost kvetení. Ani model, zahrnující obě vliv obou velikostí na kvetení jak samostatně, tak ve vzájemné interakci, nebyl celkově průkazný ($p = 0,217$, AIC = 77, AIC nulového modelu = 72).

Tabulka 2.: <i>Fragaria vesca</i> - venkovní	p - hodnota	směrnice přímky	standartní chyba
model: výběžky počet ~ velikost I			
intercept		-2,650	1,035
výběžky počet ~ velikost I	0,047	0,955	0,061
model: výběžky délka ~ výběžky počet + velikost I + kvetení + velikost I:kvetení			
intercept		-5,595	1,778
výběžky délka ~ výběžky počet	<0,0001	11,275	0,906
výběžky délka ~ velikost I		0,405	0,120
výběžky délka ~ kvetení		8,313	3,375
výběžky délka ~ velikost I:kvetení	0,006	-0,552	0,193

Tabulka 2: Vliv proměnných na tvorbu a délku výběžků u jahodníku v přírodních podmínkách
Vysvětlivky: velikost I = velikost rostliny při prvním měření, kvetení = přítomnost květů (ano/ne)

4. Tvorba a růst klonálních spojení u dalších druhů rostlin

4.1. Postup

4.1.1. Podmínky experimentu

V tomto posledním experimentu jsem se zaměřila na více rostlinných druhů s úmyslem otestovat původně vytvořený experimentální design pro jahodník v širším kontextu. Od použití více druhů jsem si slibovala možnost srovnat jejich reakce na různé úrovně světla a množství dodávaného hnojiva a tím zjistit více o vlivu druhovosti na klonální plasticitu. Cíleně jsem se pokusila vybrat rostliny z různých čeledí a s odlišným typem klonálního spojení tak, aby pravděpodobnost rozrůzněných reakcí byla co nejvyšší. Průběh a podmínky experimentu přitom odpovídaly ve velké míře předchozímu skleníkovému pokusu s jahodníkem.

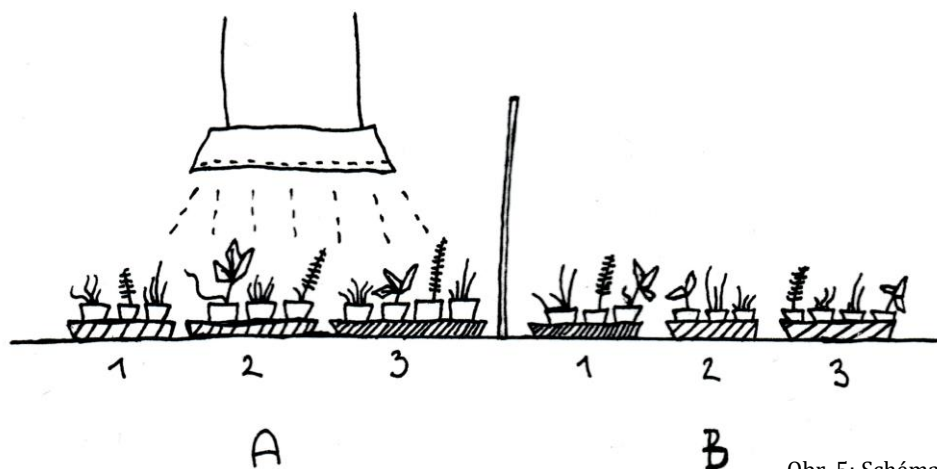
Experiment probíhal ve stejných prostorách skleníku Přírodovědecké fakulty UK, jako první jahodníkový pokus, a to od 4. 2. 2016 do 21. 6. 2016. V jeho průběhu bylo pěstováno 6 druhů klonálních rostlin vždy po dobu dvou měsíců v podmínkách s odlišnou úrovní živin a odlišným množstvím světla. Pro pokus byly využity tyto druhy: psineček výběžkatý (*Agrostis stolonifera*), psárka luční (*Alopecurus pratensis*), válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*) a medyněk vlnatý (*Holcus lanatus*), všechny z čeledi *Poaceae*; a dále ptačinec velkověťový (*Stellaria holostea*) z čeledi *Caryophyllaceae*, a z důvodu posouzení reprodukovatelnosti pokusu byl zařazen podruhé rovněž i jahodník obecný (*Fragaria vesca*). Původně jsem chtěla do pokusu zahrnout ještě další dva druhy – rozrazil lékařský (*Veronica officinalis*) z čeledi *Scrophulariaceae*; a často zkoumaný pryskyřník plazivý (*Ranunculus repens*) z čeledi *Ranunculaceae*, ale tyto rostliny jsem nakonec nepoužila kvůli nízké klíčivosti semen (pryskyřník) a velmi pomalému růstu semenáčků (rozrazil).

Vybrané druhy rostlin se liší typem klonálního spojení – zatímco jahodník a psineček produkují pouze nadzemní stolony, psárka, medyněk a ptačinec mohou krom stolonů tvořit rovněž podzemní oddenky rhizomy, a válečka se klonálně rozmnožuje pouze pomocí rhizomů (Klimesova J. a De Bello F., CLO-PLA). Variabilní druhy byly zvoleny ve snaze o odhalení míry plasticity stolonů v porovnání s rhizomy a o získání většího množství dat o rozmnožování a reakcích rhizomatických druhů.

Sazenice vybraných rostlin byly vypěstovány ze semen pocházejících od firmy Planta Naturalis. Na počátku experimentu bylo náhodně vybráno 48 sazenic shodné velikosti od každého druhu. Rostlinky byly v době přesazování staré v průměru jeden měsíc. Následně byly tyto semenáčky zasazeny jednotlivě do květináčů o velikosti 7 x 8 cm o objemu 200 ml, vyplněných čistým pískem a poté byly rozděleny do dvou skupin (viz. Obr. 5.).

Jedna skupina byla opět pěstována v přirozených světelných podmínkách skleníku, zatímco druhá byla uměle přisvětlována. Stejně jako při prvním pokusu, byla i nyní pro svícení byla použita lampa LumiGrow 325PRO a délka svícení lampy byla nastavována pomocí automatického spínání tak, aby odpovídala přirozené délce dne. Rostliny v rámci osvětlené i neosvětlené skupiny byly pravidelně obměňovány ve svých pozicích tak, aby byl eliminován případný světelný gradient na stanovišti.

Jedinci z obou skupin, jak přisvětlované tak nepřisvětlované, byly dále rozděleny do tří menších podskupin. V každé podskupině tak bylo stejně jako v prvním pokusu 8 rostlin od každého druhu. Každá tato kohorta byla následně vystavena jinému množství živin (viz Obr. 5.). Živiny byly sazenicím dodávány ve formě tekutého hnojiva Wuxal super (N:P:K = 8:6:6; výrobce: Agro Aliance s.r.o.) ředěného v různých poměrech dešťovou vodou. V rámci skupin bylo množství hnojiva určeno následovně: 1. skupina 0,15% roztok hnojiva, 2. 0,002% roztok, a 3. skupina zalévání pouze dešťovou vodou. Průměrná vodivost používané vody se v daném období pohybovala mezi (140 – 217 mS.m⁻¹).



Obr. 5: Schéma třetího pokusu

A – přisvětlované rostliny

B – nepřisvětlované rostliny

1 - 3 – různé úrovně hnojení

4.1.2. Průběh experimentu

Hnojení rostlin probíhalo pravidelně jednou týdně a každé rostlině bylo vždy dodáno 20 ml tekutiny (roztoku hnojiva a dešťové vody, či pouze dešťové vody). Navíc byly rostliny v průběhu týdne zalévány dešťovou vodou podle potřeby tak, aby nedocházelo k jejich vadnutí. Tato voda byla doplňována do nádob pod květináči. V každé této podmisce bylo umístěno 8 květináčů se zástupci různých druhů, ale se stejnou úrovní hnojení. Rostliny byly pravidelně přesunovány z jedné nádoby do druhé tak, aby byl vyloučen případný vzájemný vliv sousedních rostlin, či umístění v té které misce.

Zhruba v polovině experimentu (tj. 31. nebo 35. den po přesazení) byly u všech rostlin změřeny parametry, sloužící k posouzení velikosti. Tyto určující parametry se lišily podle druhů. U jahodníků jsem, stejně jako v předchozích pokusech, jako ukazatel velikosti rostliny použila délku prostřední části čepele všech listů rostliny (viz Obr. 3.). U trav (psinečku, válečky, medynku a psárky) byla změřena výška celého trsu (od povrchu půdy ke špičce nejvyššího stébla) a jeho šířka (měřeno napříč trsem na nejširším místě, přičemž do této délky nebyly zahrnuty případné výběžky) a hodnoty byly následně sečteny. U ptačince byla zaznamenána pouze celková výška rostliny (od povrchu půdy k vrcholu).

U jahodníků, ptačince a psinečku byla dále pravidelně jednou týdně zaznamenávána přítomnost, počet a doba objevení stolonů, přičemž u stolonů byla po vyrašení následně rovněž každý týden měřena jejich délka. Délka stolonů u jahodníku a ptačince byla měřena od mateřské rostliny ke špičce výběžku a stolony poprvé změřeny ve chvíli, kdy dosáhly délky alespoň 1 cm. U psinečku byly stolony poprvé měřeny až ve chvíli vytvoření prvních kořenů na výběžku, neboť do té doby bylo obtížné rozlišit mladé stolony od běžných stébel. Stolony v době vytvoření prvních kořenů dosahovaly průměrné délky 12 cm. Následně pak byly měřeny od místa vytvoření na mateřské rostlině k poslednímu stolonovému nodu.

Délka některých výběžků u jahodníku v průběhu experimentu přesáhla 40 cm a bylo proto nutné je odstranit z důvodu nedostatku okolního volného prostoru na experimentální ploše. Záznam o odstranění těchto stolonů byl rovněž zanesen do dat a jejich délka byla po skončení pokusu přičtena k celkové délce stolonů rostliny.

Ostatní druhy nevytvořily bohužel žádné stolony a v průběhu experimentu ani žádná rostlina nevykvetla. Po dvou měsících pěstování v experimentálních podmínkách byly všechny rostliny vyjmuty z nádob a jejich kořeny byly promyty. U druhů s tvorbou rhizomů byl zaznamenán jejich počet a změřena celková délka. Následně byly rostliny usušeny do konstantní hmotnosti a jejich biomasa zvážena.

4.2. Zpracování výsledků

Vliv hlavních proměnných na produkci a délku výběžků

Všechna sesbíraná data spolu s údaji o úrovních hnojení a světla byla statisticky zpracována v programu R, verze 3.1.0. 2014 (R 2014). Každý rostlinný druh byl testován zvlášť, ale u všech byly využity stejné proměnné – vliv světla, úrovně hnojení, velikosti rostliny (a jejich vzájemných interakcí) na celkový počet vyprodukovaných výběžků (stolonů či rhizomů) a na jejich celkovou délku. I zde jsem použila metodu zjednodušování základních modelů, a to stejným způsobem, jako u předchozích pokusů. Tato metoda byla použita u jahodníku, medynky, psárky a válečky. Psineček a ptačinec byly částečně testovány odlišným způsobem (viz dále). Výsledné modely jsem opět testovala proti nulovému modelu, rovněž stejně, jako u předchozích pokusů.

Závislost počtu vyprodukovaných stolonů (závislá proměnná) na intenzitě hnojení (intenzita byla opět hodnocena jako stupeň hnojení – tedy v rozsahu 1 – 3, kdy 1 = kontrolní skupina, 3 = nejvíce hnojená skupina), dostupnosti světla a velikosti rostliny (prediktory) byla testována pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM). Pro medynku vlnatou (*Holcus lanatus*) byl použit model binomické rodiny, neboť žádný ze zástupců tohoto druhu nevytvořil více, než jeden výběžek; u ostatních druhů model poissonovský.

Závislost celkové délky vyprodukovaných výběžků (závislá proměnná) na intenzitě hnojení, dostupnosti světla a velikosti rostliny (určující proměnné) byla testována pomocí lineárního modelu. U stolonotvorných druhů byla jako celková délka výběžků uvažována délka všech stolonů dané rostliny zjištěná při posledním měření, přičemž u jahodníků ošetřených ostříháním příliš dlouhých stolonů byla k této celkové délce přičtena také délka odstřížků. U válečky, psárky a ptačince jsem pro účely analýzy jako závislou proměnnou použila druhou odmocninu délky výběžků, abych stabilizovala rozptyl reziduálů modelu.

U psinečku nebylo možné použít „klasické“ zjednodušování modelu pro vliv proměnných na počet vytvořených výběžků pomocí funkce step z důvodů overdisperze dat z modelu zahrnujícího všechny proměnné. Proto jsem u tohoto druhu použila model s quasipoissonovským rozdělením pro všechny proměnné samostatně i ve vzájemné interakci. Následně jsem model postupně zjednodušovala, odebráním jednotlivých interakcí a poté i samotných prediktorů, u nichž nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi původním a zjednodušeným modelem pomocí likelihood-ratio testu. Výsledný model jsem již klasicky testovala proti nulovému modelu.

U ptačince jak základní model pro závislost počtu, tak pro závislost délky výběžků na zkoumaných proměnných vykazoval vysoký rozptyl reziduálů (který nebylo v případě délky možné odstranit odmocněním naměřených hodnot), a navíc vzniklé modely nedokázaly vhodně predikovat naměřené hodnoty. Problém jsem odstranila rozdělením zkoumaného druhu na dvě

nezávislé skupiny, podle úrovně osvětlení, ve které byly rostliny pěstovány. Obě skupiny byly následně testovány zvlášť, jako by šlo o jiné druhy. Modely pro tyto dvě odlišné skupiny již vykazovaly normální rozptyl reziduálů a bylo je možné použít a následně zjednodušit shodným způsobem, jako u ostatních druhů (více viz diskuze).

V případě, že byl ve všech předchozích testech potvrzen vliv velikosti rostliny na délku či produkci výběžků daného druhu, bylo následně rovněž otestováno, která proměnná (a zdali nějaká) ovlivňuje tuto velikost. Vliv světla a hnojení na velikost rostliny byl testován pomocí lineárního modelování (lm) samostatně i při vzájemné interakci, a modely byly opět zjednodušeny stejně, jako u předchozích pokusů.

Vliv proměnných na dobu tvorby stolonů

U psinečku, ptačince a jahodníku byl ještě navíc testován vliv světla, hnojení a velikosti rostliny na datum, kdy se začaly stolony tvořit, neboť u těchto druhů bylo možné tvorbu výběžků v průběhu času sledovat a zaznamenávat. Data o tvorbě stolonů byla pro účely analýzy převedena na hodnoty odpovídající týdnům v průběhu pokusu (1 = první týden pokusu, 2 = druhý týden...). Nejprve byly všechny proměnné dohromady otestovány pomocí lineárního modelování (lm); přičemž doba vytvoření stolonu byla zadána jako závislá proměnná, velikost rostliny, světlo a hnojení jako prediktory. Tento model byl poté zjednodušen pomocí funkce step, kterou byly odstraněny ty proměnné, jež neměly na toto datum prokazatelný vliv.

Mezidruhové srovnání vlivu proměnných

Po analýze, které proměnné mají vliv na produkci a délku výběžků u jednotlivých druhů, jsem se pokusila srovnat tyto vlivy mezidruhově, a to v závislosti na podmínkách prostředí, ve kterých se použité druhy obvykle vyskytují.

Jako parametr zastupující podmínky prostředí byly využity Ellenbergovy indikační hodnoty, konkrétně pro světlo, živiny a vlhkost (Ellenberg 1974), jež jsem pro jednotlivé druhy získala z programu Juice (Juice, 7.0.102).

Jako proměnné zastupující vliv světla, hnojení a velikosti rostliny na klonální rozmnožování byly využity směrnice přímk (Esimete) a procenta vysvětlené variability (Adjusted R-squared) pocházející z jednotlivých testů vlivů těchto proměnných na délku a počet vytvořených výběžků. Pro získání těchto směrnic přímk a míry variability byla data o počtu a délce výběžků u každého druhu standardizována. Následně byl opět testován pomocí zobecněných lineárních modelů vliv hnojení, světla a velikosti rostliny na počet výběžků a pomocí lineárního modelu vliv hnojení, světla a velikosti na celkovou délku výběžků. Tentokrát byly vlivy těchto hlavních proměnných testovány samostatně, bez interakce s ostatními proměnnými. Z těchto testů byly získány ony směrnice přímk (Estimate) a Adjusted

R-squared zobrazující míru vlivu jednotlivých proměnných na délku a počet výběžků u každého druhu. Směrnice a množství vysvětlené variability pro každou proměnou s ohledem na druh byly následně testovány jako závislé proměnné pomocí lineárního modelu (lm) proti Ellenbergovým hodnotám o světle, vlhkosti a živinách (prediktory) vztahujícím se k jednotlivým druhům.

Srovnání vlivu proměnných na stříhané a nestříhané jahodníky

Kvůli možnému vlivu odstraňování stolonů u jahodníku obecného na výsledky pokusu byly ještě statisticky srovnány ty rostliny jahodníku, u nichž v průběhu pokusu došlo k odstranění příliš dlouhých stolonů, s těmi, u nichž k ostříhání dojít nemuselo. Vliv stříhání na počet vytvořených stolonů (závislá proměnná) byl testován pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) binomické rodiny, kde jako určující proměnná bylo zvoleno provedení stříhání (ano/ne). Vliv stříhání na délku stolonů byl testován obdobně pomocí lineárního modelu, délka stolonů byla zadána jako závislá proměnná a provedení stříhání jako prediktor.

Protože v těchto testech byla zjištěna signifikantní závislost délky a počtu stolonů na proběhlém či neproběhlém odstřihávání, byly následně všechny pokusné rostliny jahodníku rozděleny na dvě skupiny – ty, u nichž ke stříhání došlo, a nestříhané. Pro obě skupiny zvlášť byly poté znovu provedeny všechny testy vlivu proměnných na délku a počet stolonů, a to pomocí stejných modelů, jež byly v první části pokusu použity pro celý druh. Výsledky těchto testů byly následně srovnány s mezi sebou a s výsledky testů pro všechny jahodníky dohromady.

Protože jsem se domnívala, že nalezené rozdíly v reakcích klonálního rozmnožování na podmínky prostředí u stříhaných a nestříhaných rostlin mohou být způsobeny rozdíly ve velikostech těchto rostlin, rozdělila jsem následně opět celou skupinu jahodníku do dvou odlišných skupin – na „malé“, jejichž velikost byla nižší, než průměr velikosti celého druhu (tj. 5,9 cm) a „velké“ jejichž velikost dosahovala alespoň průměrné hodnoty. U každé z těchto skupin jsem následně ještě jednou provedla testování vlivu světla na produkci stolonů, jejich délku a velikost rostlin, a to shodným způsobem, jaký byl použit původně pro celý druh.

4.3. Výsledky

Nejvíce rostlin s výběžky vytvořil psineček výběžkatý (*Agrostis stolonifera*), a to 35 rostlin (z celkového počtu 48), průměrná délka psinečkového stolonu byla 24 cm (počítáno z rostlin s nenulovým počtem výběžků) a průměrný počet stolonů na rostlinu 5. Následoval jahodník obecný (*Fragaria vesca*) se 34 rostlinami se stolonem, průměrný stolon měl délku 19 cm a jeden aktivní jahodník vyprodukoval v průměru 3 stolonu. U válečky prapořité (*Brachypodium pinnatum*) bylo zaznamenáno 27 rostlin s rhizomy, jejichž délka v průměru nepřesáhla 2 cm. Průměrný počet rhizomů na rostlinu byl 1,9. U psárky luční (*Alopecurus pratensis*) vytvořilo

alespoň jeden rhizom 25 rostlin, průměrná délka rhizomu byla 2,2 cm a jejich počet na rostlinu 1,72; ptačinec velkokvětý (*Stellaria media*) měl 10 rostlin se stolony, s průměrnou délkou 5,8 cm a průměrným počtem 1,44 stolonu na rostlinu, u medyňku vlnatého (*Holcus lanatus*) vyprodukovalo rhizomy pouze 8 rostlin, s průměrnou délkou 1,8 cm, přičemž žádná rostlina neměla více, než 1 rhizom. Hodnoty pro všechny druhy následující tabulky (Tab. 4., Tab. 5.).

Tabulka 4.	Průměrná délka výběžků jen pro rostliny s výběžky					
	Agrostis	Fragaria	Brachypodium	Alopecurus	Stellaria	Holcus
Počet rostlin v pokusu celkem	46	45	46	46	44	48
počet rostlin s výběžky	35	34	27	25	10	8
Ø počet výběžků/rostlina	5,1	2,8	2,2	1,7	1,4	1
Ø délka výběžků celkem (cm)	123,1	54,4	4,1	3,8	8,2	1,9
Ø délka jednoho výběžku (cm)	23,8	19,3	1,9	2,2	5,8	1,9

Tabulka 5.	Průměrná délka výběžků pro všechny rostliny daného druhu					
	Agrostis	Fragaria	Brachypodium	Alopecurus	Stellaria	Holcus
Ø počet výběžků/rostlina	3,9	2,1	1,3	0,9	0,3	0,3
Ø délka výběžků/rostlina (cm)	93,7	41,1	2,5	2,1	1,9	0,2

4.3.1. Vliv proměnných na délku, počet a dobu tvorby výběžků

Podařilo se mi prokázat, že i u jiných druhů rostlin je možné pozorovat změny v parametrech klonálního rozmnožování s ohledem na podmínky prostředí. Ze zkoumaných proměnných se ukázala být nejvíce ovlivňující úroveň hnojení, která měla vliv na délku či produkci výběžků u všech druhů, kromě válečky prapořité a medyňku vlnatého; u něhož ale nebyla nalezena žádná signifikantní závislost mezi parametry klonálního rozmnožování a zkoumanými podmínkami prostředí. Intenzita hnojení přitom u ostatních druhů vždy korelovala s produkcí výběžků pozitivně – rostliny z úživnějších prostředí měly výběžků ve všech případech více, a ty byly obvykle i v delší.

Velmi významnou roli v klonálním rozmnožování u zkoumaných druhů hrála rovněž samotná velikost rostliny. Větší rostliny často produkovaly více výběžků, a v mnoha případech byly tyto i delší. Na celkovou velikost rostlin měla u všech druhů krom psinečku vliv rovněž úroveň hnojení, takže se dá předpokládat, že hnojení ovlivňovalo počet a délku výběžků ve většině případů dvojím způsobem – jednak samostatně, a zároveň ještě i skrze zvyšování velikosti rostliny.

Na druhou stranu úroveň osvětlení měla na produkci a délku výběžků vliv pouze u tří, ze zkoumaných šesti druhů, u ostatních nebyl zjištěn žádný signifikantní rozdíl v parametrech klonálního rozmnožování mezi osvětlenou a neosvětlenou skupinou.

Vliv podmínek prostředí na datum, kdy se začnou výběžky tvořit, se podařilo prokázat pouze u jahodníku obecného. U ostatních druhů (psinečku a ptačince) nebyla nalezena žádná průkazná závislost mezi úrovní světla a hnojení a dobou tvorby stolonů.

Grafy podrobných výsledků viz strana 36.

4.3.2. Podrobné výsledky

Psineček výběžkatý (*Agrostis stolonifera*)

U psinečku byla prokázána pozitivní závislost mezi počtem vytvořených stolonů a úrovní hnojení ($p < 0,0001$; Estimate = 0,723). Tento model byl velmi průkazný ($p < 0,0001$, AIC = 211, AIC nulový model = 239). Naopak ostatní proměnné neměly na produkci stolonů žádný prokazatelný vliv.

Na celkovou délku vyprodukovaných výběžků měla signifikantní vliv úroveň hnojení (Estimate = 1,756), velikost rostliny (Estimate = 0,129) a dále obě proměnné v interakci ($p = 0,004$; Estimate = - 0,049). Délka stolonů byla samozřejmě rovněž prokazatelně ovlivněna jejich počtem ($p = < 0,0001$; Estimate = 0,406). Model, zahrnující všechny tyto proměnné byl celkově prokazatelný ($p < 0,0001$, AIC = 193, AIC nulový model = 239) a pomohl vysvětlit 83% variability v délce vytvořených stolonů (Adjusted R-squared = 0,829).

Velikost rostlin psinečku byla prokazatelně pozitivně závislá na dostupnosti světla ($p = 0,023$; Estimate = 6,478). Žádná z testovaných proměnných (světlo, hnojení, velikost rostliny) ale neměla vliv na dobu, kdy se začaly stolony tvořit.

Psinečky z více úživné skupiny tedy měly prokazatelně vyšší počet stolonů. Jejich stolony byly rovněž v průmětu delší, než u rostlin nehnojených. I větší rostliny produkovaly v průměru delší stolony, ale naměřená velikost již prokazatelně neovlivňovala jejich počet. Trend se navíc obrátil, pokud k vlivu velikosti byla přidána interakce s hnojením – psinečky, jež byly větší velikosti a zároveň se nacházely ve více úživném prostředí, tedy měly stolony naopak kratší, než je očekávaný průměr. Větší rostliny s vyšší pravděpodobností pocházely z osvětlené skupiny, ale jinak se nepodařilo mezi osvětlenými a neosvětlenými jedinci najít žádný průkazný rozdíl v počtu či délce vyprodukovaných stolonů. Všechny výsledky viz Tabulka 6.

Tabulka 6: <i>Agrostis stolonifera</i>		p - hodnota	směrnice přímk	standartní chyba
model: výběžky počet ~ hnojení				
intercept			-0,229	0,366
výběžky počet ~ hnojení		<0,0001	0,723	0,144
model: výběžky délka ~ výběžky počet + hnojení + velikost rostliny + hnojení:velikost rostliny				
intercept			-2,198	0,863
výběžky délka ~ výběžky počet		<0,0001	0,406	0,062
výběžky délka ~ hnojení			1,756	0,422
výběžky délka ~ velikost rostliny			0,129	0,038
výběžky délka ~ hnojení:velikost rostliny		0,004	-0,049	0,016
model: velikost ~ světlo				
intercept			17,326	1,951
velikost ~ světlo		0,023	6,478	2,759

Psárka luční (*Alopecurus pratensis*)

Množství vyprodukovaných rhizomů u psárky bylo, podobně jako u většiny ostatních druhů, prokazatelně pozitivně ovlivňováno úrovní hnojení ($p=0,002$; Estimate=0,564). Naopak negativní vliv na jejich produkci mělo světlo ($p = 0,014$; Estimate = - 0,739). Model zahrnující obě tyto proměnné byl celkově signifikantní ($p = 0,001$, AIC = 133, AIC nulový model = 144).

Světlo ovlivňovalo u tohoto druhu také průměrnou délku rhizomů, a to opět negativně ($p = 0,022$; Estimate = - 0,718). Naopak naměřená délka rhizomů pozitivně korelovala s jejich počtem ($p < 0,0001$, Estimate = 0,917). Model, zahrnující obě proměnné, byl signifikantní ($p = 0,001$, AIC = 33, AIC nulový model = 44) a vysvětloval téměř 90% variability (Adjusted R-squared = 0,891).

Psárka luční tedy, podobně jako většina ostatních druhů, vyprodukovala prokazatelně více rhizomů, pokud byly rostliny více hnojeny. Hnojení již ale signifikantně neovlivňovalo jejich délku. Také se jednalo o jeden ze dvou druhů, u nějž byl zaznamenán prokazatelný vliv úrovně osvětlení na klonální rozmnožování rostliny. Rostliny ze skupiny s větší dostupností světla, měly, oproti očekávání, menší produkci rhizomů a jejich rhizomy byly kratší, než rhizomy rostlin neosvětlovaných. Tyto rostliny také dosahovaly průměrně menší velikosti, i když velikost sama neměla na produkci či délku rhizomů žádný prokazatelný vliv. Všechny výsledky viz Tabulka 7.

Tabulka 7: <i>Alopecurus pratensis</i>		p - hodnota	směrnice přímky	standartní chyba
model: výběžky počet ~ hnojení + světlo				
intercept			0,201	0,404
výběžky počet ~ hnojení	0,002		0,564	0,190
výběžky počet ~ světlo	0,014		-0,739	0,316
model: výběžky délka ~ výběžky počet + světlo				
intercept			0,145	0,0920
výběžky délka ~ výběžky počet	<0,0001		0,917	0,044
výběžky délka ~ světlo	0,022		-0,718	0,303

Válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*)

U válečky byl průměrný počet vyprodukovaných rhizomů pozitivně závislý na velikosti rostliny ($p = 0,019$; Estimate = 0,102) a, na rozdíl od předchozího druhu, také na úrovni světla ($p = 0,048$; Estimate = 1,177). Model s oběma proměnnými byl celkově prokazatelný ($p < 0,0001$, AIC = 152, AIC nulový model = 165).

Na délku výběžků měla pozitivní vliv pouze velikost rostliny ($p < 0,0001$; Estimate = 0,046) a počet vytvořených rhizomů ($p < 0,0001$; Estimate = 0,628). Model byl celkově prokazatelný ($p = 0,002$, AIC = 60, AIC nulový model = 165) a umožnil vysvětlit 83% variability (Adjusted R-squared = 0,834).

Velikost rostlin byla přitom ovlivňována prokazatelně pouze hnojením ($p < 0,0001$; Estimate = 3,316). Model závislosti velikosti rostlin na úrovni hnojení byl celkově prokazatelný ($p < 0,0001$, AIC = 271, AIC nulový model = 284) a touto závislostí je možné vysvětlit 26% variability v naměřených velikostech rostlin (Adjusted R-squared = 0,259).

Rostliny válečky byly tedy při vyšší úrovni hnojení větší, a produkovaly více delších rhizomů. Hnojení samo ale produkci ani délku rhizomů nijak neovlivňovalo. Zajímavé je, že u tohoto druhu měly více rhizomů i více osvětlené rostliny, což je rozdíl, oproti psárce (na níž světlo působilo přesně opačně), i vůči ostatním druhům, na jejichž produkci výběžků úroveň osvětlení prokazatelně nijak nepůsobila. Přestože se produkce rhizomů válečky při vyšším osvětlení zvýšila, nedošlo k prokazatelné změně jejich délky. Všechny výsledky viz Tabulka 8.

Tabulka 8: <i>Brachypodium pinnatum</i>		p - hodnota	směrnice přímk	standartní chyba
model: výběžky počet ~ světlo + velikost				
intercept			-2,114	0,908
výběžky počet ~ světlo	0,048		1,777	1,222
výběžky počet ~ velikost	0,019		0,102	0,041
model: výběžky délka ~ výběžky počet + velikost rostliny				
intercept			-0,585	0,260
výběžky délka ~ výběžky počet	<0,0001		0,628	0,050
výběžky délka ~ velikost rostliny	<0,0001		0,046	0,014
model: velikost ~ hnojení				
intercept			13,110	1,715
velikost~ hnojení	<0,0001		3,316	0,810

Ptačinec velkokvětý (*Stellaria media*)

U rostlin ptačince se vliv jednotlivých proměnných a produkci stolonů lišil mezi osvětlenou a neosvětlenou skupinou. U rostlin, jež se nacházely v osvětlené skupině, byl počet stolonů signifikantně pozitivně závislý na velikosti jedinců ($p < 0,0001$; Estimate = 8,823). U rostlin, jež pocházely z neosvětlené skupiny, vliv velikosti prokázán nebyl, ale naopak se zde ukázal pozitivní vztah mezi počtem stolonů a úrovní hnojení ($p = 0,025$; Estimate = 1,934). Oba modely přitom byly signifikantně prokazatelné (osvětlená skupina: $p < 0,0001$, AIC = 25, AIC nulový model = 44; neosvětlená skupina: $p = 0,042$, AIC = 19, AIC nulový model = 22). Obě skupiny se navíc lišily i celkovou produkcí stolonů: osvětlené rostliny vyprodukovaly průměrně 2 – 3 stolony s průměrnou délkou 3,13 cm, neosvětlené naopak neměly nikdy více, než jeden stolon a jejich průměrná délka stolonů nepřesahovala 0,6 cm. Průměrná velikost (výška) rostlin z osvětlené skupiny přitom byla 3,4 cm a u rostlin neosvětlených 3,7 cm.

Délka vytvořených stolonů v obou skupinách – osvětlené i neosvětlené – prokazatelně závisela pouze na jejich počtu a ani úroveň hnojení, ani osvětlení, neměla na tento parametr žádný prokazatelný vliv. Nepodařilo se ani prokázat vliv žádné ze zkoumaných proměnných na dobu, kdy se stolony začaly tvořit (model závislosti data tvorby stolonů na všech zkoumaných proměnných: $p = 0,630$, AIC = 88, AIC nulového modelu = 88). Výsledky viz Tabulka 9.

Tabulka 9			
<i>Stellaria holostea</i> – neosvětlená skupina	p - hodnota	směrnice přímky	standartní chyba
výběžky počet ~ hnojení			
Intercept		-6,013	2,935
výběžky počet ~ hnojení	0,025	1,934	1,088
výběžky délka ~ výběžky počet			
Intercept		-9,852	1,369
výběžky délka ~ výběžky počet	<0,0001	3,250	0,343
<i>Stellaria holostea</i> – osvětlená skupina	p - hodnota	směrnice přímky	standartní chyba
výběžky počet ~ velikost			
Intercept		-4,731	1,370
výběžky počet ~ velikost	<0,0001	0,823	0,224
výběžky délka ~ výběžky počet			
Intercept		-0,471	0,681
výběžky délka ~ výběžky počet	<0,0001	7,935	0,714

Jahodník obecný (*Fragaria vesca*)

Při tomto druhém pokusu s jahodníkem měla na počet vyprodukovaných výběžků prokazatelný vliv jak úroveň hnojení ($p < 0,0001$; Estimate = 0,623), tak velikost rostliny ($p < 0,0001$; Estimate = 0,117). Model zahrnující obě proměnné byl celkově průkazný ($p < 0,0001$, AIC = 34, AIC nulový model = 75).

Světlo nemělo na produkci stolonů žádný prokazatelný vliv, ale, na rozdíl od prvního pokusu, ovlivňovalo pozitivně jejich celkovou délku (Estimate = 6,534). Délka stolonů byla ovlivňována rovněž velikostí rostliny (Estimate = 5,089) a také světlem a velikostí rostliny ve vzájemné interakci ($p = 0,002$; Estimate = -7,164). Signifikantně prokazatelná byla i závislost délky stolonů na jejich počtu ($p < 0,0001$; Estimate = 19,815). Model byl celkově průkazný ($p < 0,0001$, AIC = 402, AIC nulový model = 459) a vysvětloval 89% variability v délce stolonů u tohoto druhu (Adjusted R-squared = 0,888).

Velikost rostlin byla pozitivně ovlivňována hnojením, podobně jako u jiných druhů ($p = 0,004$; Estimate = 1,737). Model závislosti velikosti rostlin na hnojení byl celkově průkazný ($p = 0,004$, AIC = 240, AIC nulový model = 259), ovšem je zajímavé, že úroveň hnojení pomohla vysvětlit pouze 16% variability ve velikosti rostlin (Adjusted R-squared = 0,158).

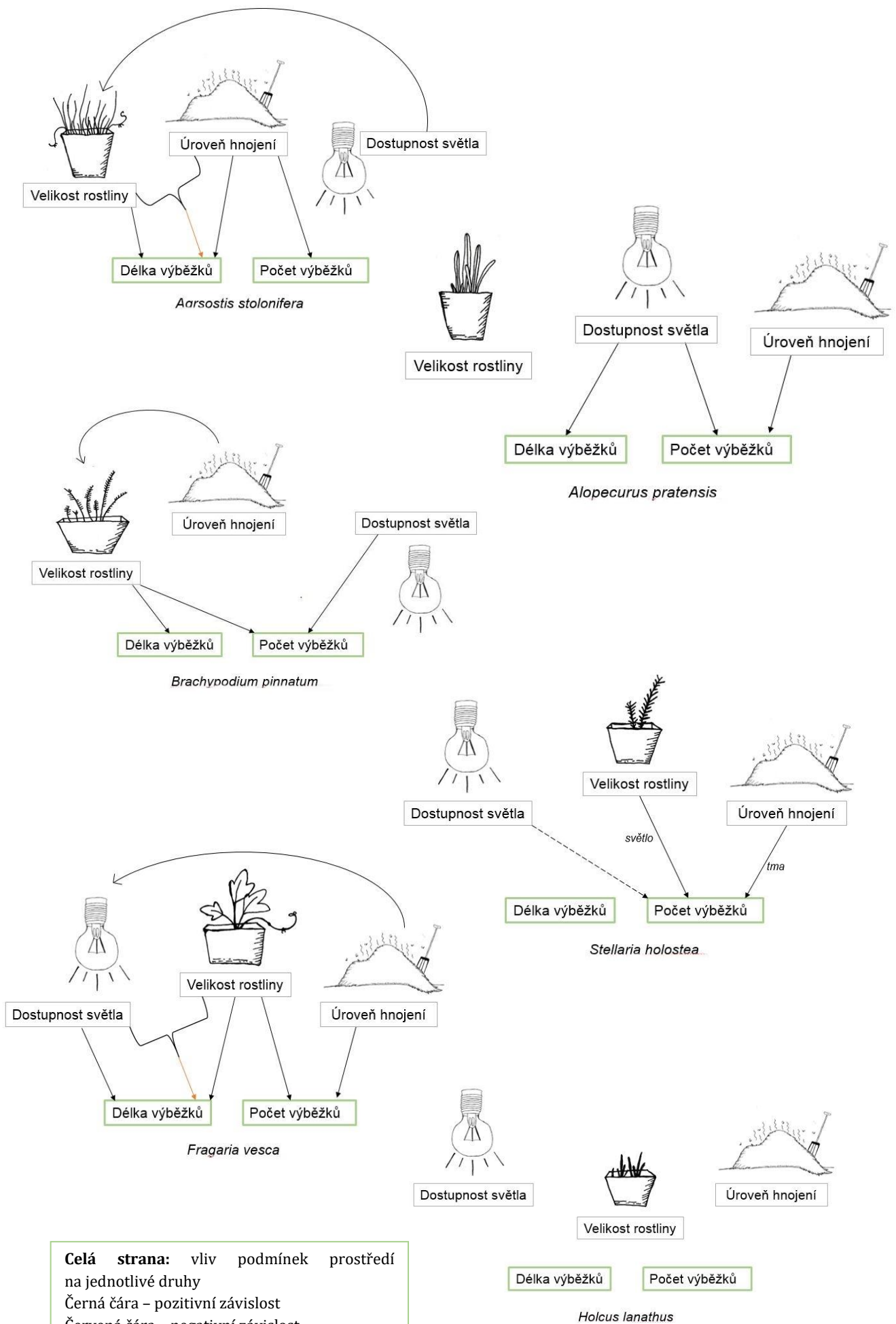
Na datum, kdy se budou stolony tvořit, měla v tomto pokusu prokazatelný vliv velikost rostlin ($p < 0,0001$; Estimate = - 0,166 – datum bylo převedeno na týdny od počátku pokusu, takže v tomto případě ukazuje klesající směrnice přímky na kladný vliv velikosti.).

Výsledky druhého pokusu tedy ve velké míře odpovídaly prvnímu experimentu – jahodníky z úživného treatmentu byly větší a měly více stolonů, než rostliny z neúživného prostředí. Větší rostliny také produkovaly stolony signifikantně dříve, než ostatní, a tyto byly v průměru delší. Delší byly i stolony rostlin rostoucích na světle, ovšem nikoliv v případě, že se efekt světla dostal do interakce s velikostí rostlin – v takovém případě se trend obrátil, a větší rostliny na světle měly stolonů naopak méně, než by byl očekávaný průměr. Výsledky viz Tabulka 10.

Tabulka 10: <i>Fragaria vesca</i>		p - hodnota	směrnice přímky	standartní chyba
model: výběžky počet ~ hnojení + velikost				
intercept			-1,133	0,374
výběžky počet ~ hnojení	<0,0001		0,623	0,025
výběžky počet ~ velikost	<0,0001		0,117	0,024
výběžky délka ~ výběžky počet + velikost + světlo + světlo:velikost				
intercept			-26,113	11,016
výběžky délka ~ výběžky počet	<0,0001		19,815	2,272
výběžky délka ~ velikost			5,089	1,966
výběžky délka ~ světlo			6,534	3,657
výběžky délka ~ světlo:velikost	0,002		-7,164	2,159
model: velikost ~ hnojení				
inetercept			2,581	1,210
velikost ~ hnojení	0,004		1,737	0,571
model: datum~ velikost				
intercept			1,979	0,296
datum~ velikost	<0,0001		-0,166	0,049

Medyněk vlnatý (*Holcus lanathus*)

U tohoto druhu se nepodařilo prokázat signifikantní vliv žádné proměnné na produkci ani délku vytvořených rhizomů. Je možné, že tento výsledek je způsoben příliš nízkým počtem rostlin s vytvořenými rhizomy (jen 8 rostlin) a jejich nízkou délkou a celkově malou biomasou, kterou zástupci druhu vyprodukovali.



4.3.3. Mezidruhové srovnání vlivu proměnných

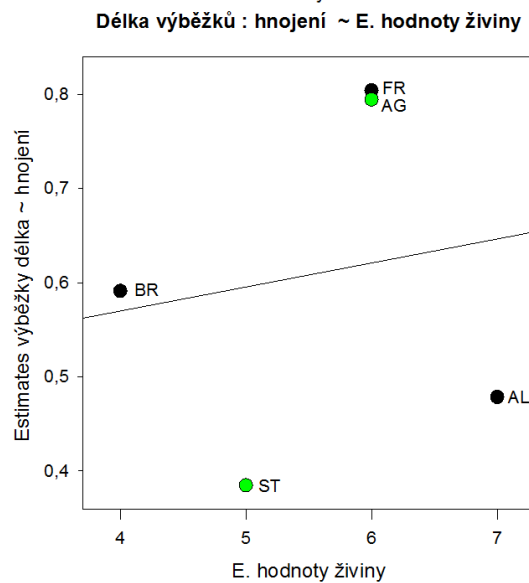
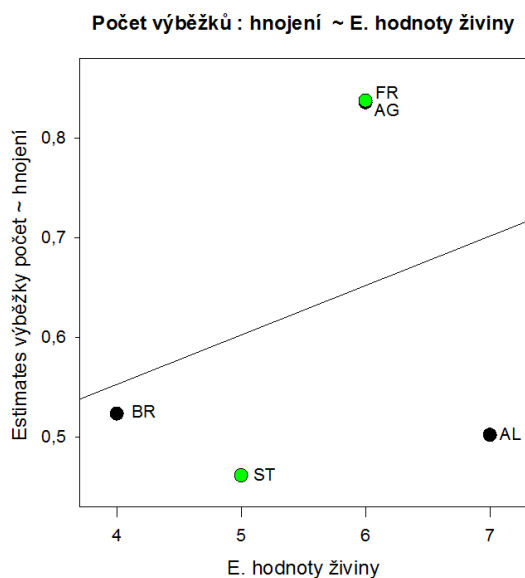
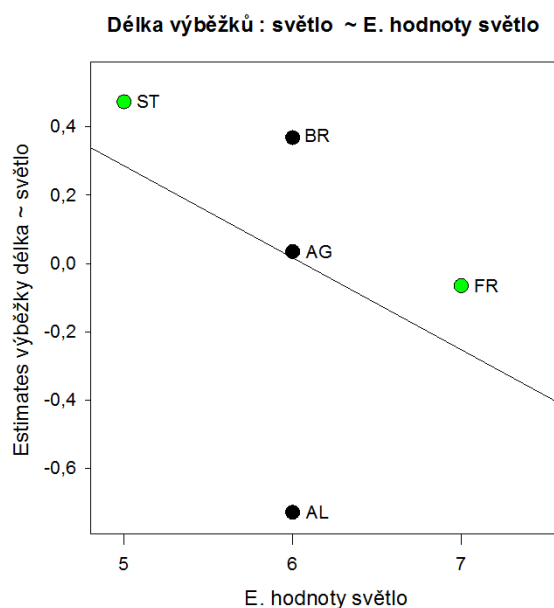
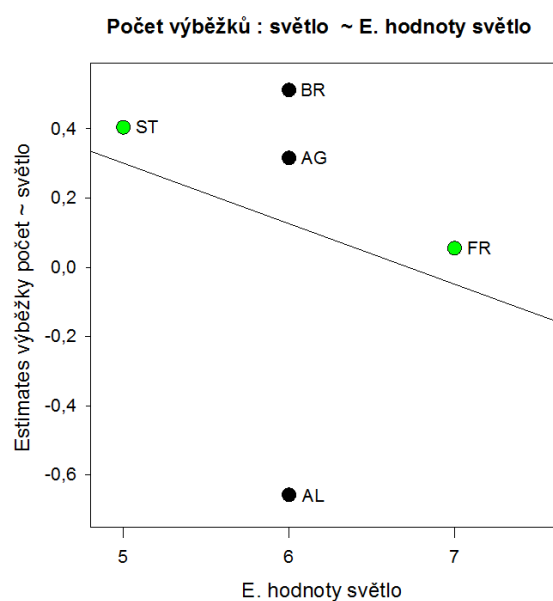
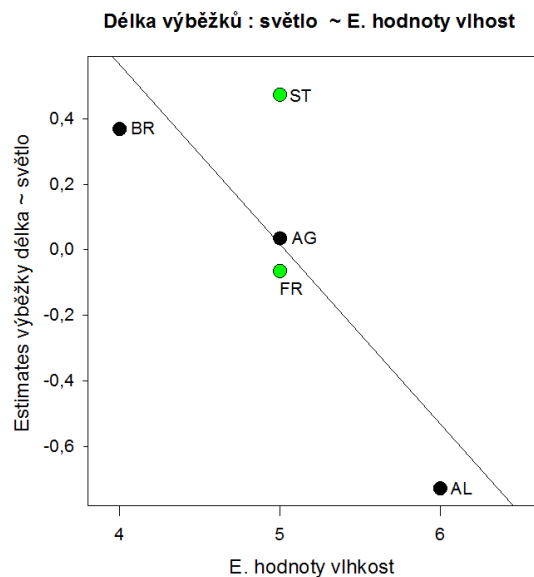
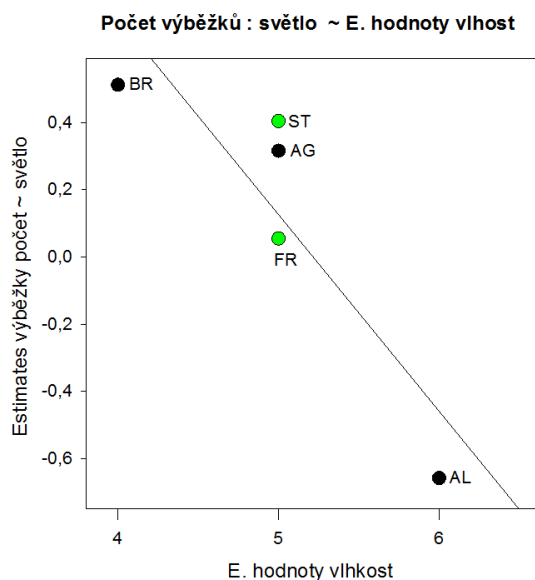
Statistické porovnávání sklonů přímky (Estimate) pro různé vlivy proměnných mezi jednotlivými rostlinnými druhy ukázalo několik zajímavých trendů, přestože většina z nich nebyla prokazatelná při hladině signifikance 5%. Jako prokazatelný se (poněkud překvapivě) ukázal být pouze vliv světla na produkci stolonů pro dané druhy v závislosti na Ellenbergových hodnotách pro vlhkost ($p = 0,0428$; Estimate = - 1,326). Zdá se tedy, že druhy, které se vyskytují ve vlhčím prostředí, jsou ve své produkci výběžků ovlivňovány světlem spíše negativně (jejich směrnice přímk pro závislost počtu stolonů na světle mají nižší, nebo i záporné hodnoty), než druhy suchomilné. Podobný trend se ukázal i u vlivu světla na délku stolonů, korelovaného s Ellenbergovými hodnotami pro vlhkost. I zde se zdá, že druhy, které se vyskytují ve vlhčím prostředí, jsou v závislosti délky stolonů na světle ovlivňovány méně intenzivně, než druhy suchomilné ($p = 0,089$; Estimate = -1,226).

Co se týče Ellenbergových hodnot pro světlo, tak zde se projevila negativní závislost těchto hodnot u jednotlivých druhů a vlivu světla na délku i počet stolonů daného druhu (vliv světla na počet stolonů vs. Ellenbergovy hodnoty pro světlo: $p = 0,669$; Estimate = -0,396; vliv světla na délku stolonů vs. Ellenbergovy hodnoty pro světlo: $p = 0,502$, Estimate = -0,602). Zdá se tedy, že druhy, které se vyskytují spíše na zastíněných lokalitách, mají vyšší hodnoty směrnic přímk pro vliv světla na délku i počet stolonů a jsou tedy světlem v růstu stolonů ovlivňovány více, a především pozitivně (na světle vyprodukují více delších stolonů), než druhy světlo milné, které mají hodnoty směrnic nižší a jsou tak ovlivňovány méně, či spíše negativně (na světle vyprodukují méně kratších stolonů).

Ellenbergovy hodnoty pro úživnost stanoviště byly rovněž korelovány se směrnicemi přímk pro vliv hnojení na počet a délku stolonů a v obou případech vyšla tato korelace jako pozitivní, přestože nebyla ani v jednom případě signifikatelně prokazatelná (vliv hnojení na počet stolonů vs. Ellenbergovy hodnoty pro úživnost stanoviště: $p = 0,623$; Estimate = 1,821, vliv hnojení na délku stolonů vs. Ellenbergovy hodnoty pro úživnost stanoviště: $p = 0,803$; Estimate = 0,948). Ukazuje se tak, že druhy rostoucí na úživnějších stanovištích mají vyšší směrnice přímk pro vliv hnojení na počet i délku stolonů, z čehož by se dalo usuzovat, že jsou mírou úživnosti stanoviště ovlivňovány s vyšší intenzitou, než druhy méně náročné na živiny.

Výsledky srovnávání míry vysvětlené variability pro vliv světla a hnojení na produkci a délku stolonů s ohledem na Ellenbergovy indikační hodnoty pro jednotlivé druhy nebyly ani v jednom případě signifikantní a ani dle vzniklých grafů se nezdálo, že by se v těchto případech mohlo uvažovat o nějakém trendu.

Grafy pro sklony přímk závislostí na Ellenbergových hodnotách viz následující strana.



Grafy směrnic přímek závislosti délky a počtu stolonů na jednotlivých proměnných v závislosti na Ellenbergových hodnotách

Osa x: Ellenbergovy hodnoty pro světlo, vlhkost a živiny

Osa y: směrnice přímek pro závislost počtu a délky stolonů na světle a úrovni živin

Druhy: AG = *Agrostis stolonifera*, AL = *Alopecurus pratensis*, BR = *Brachypodium pinnatum*, FR = *Fragaria vesca*, ST = *Stellaria holostea*

Černými body jsou značeny rostliny z čeledi *Poaceae*, zelenými rostliny z jiných čeledí

4.3.4. Srovnání stříhaných a nestříhaných jahodníků

K odstranění stolonů došlo v průběhu pokusu u 15 rostlin (z celkového počtu 47). Žádný jahodník přitom nebyl stříhán více než jednou, a odstříhávání ve všech případech proběhlo až v poslední třetině běhu pokusu. Při srovnávání jahodníků, u nichž byly odstříženy příliš dlouhé stolony, s těmi, u kterých stříhání neproběhlo (nebylo nutné), jsem zaznamenala průkazné rozdíly v počtu či velikosti rostlin, ale nikoliv již ve vlivu podmínek na parametry klonálního rozmnožování.

Stříhané jahodníky se lišily od nestříhaných jak v počtu výběžků ($p < 0,001$; Estimate = 1,868), tak v jejich průměrné délce ($p = 0,003$; Estimate = 6,066), a mezi oběma skupinami byl prokazatelný rozdíl i v průměrné celkové velikosti jedince ($p < 0,001$; Estimate = 3,385). Rostliny, u nichž probíhalo stříhání, byly vždy v průměru větší, měly více stolonů a tyto dosáhly vyšší délky (k celkové délce vyprodukovaných stolonů se vždy přičítala dosažená délka i oněch již odstřížených).

Stříhané i nestříhané jahodníky ovšem vykazovaly stejné reakce v počtu či délce stolonů v závislosti na podmínkách prostředí. Tyto reakce se nijak průkazně nelišily od modelů, vzniklých při testování celého souboru. Jediným signifikantním rozdílem byl vliv proměnných na velikost rostliny – zatímco u stříhaných rostlin mělo na tuto velikost prokazatelný pozitivní vliv světlo ($p = 0,024$; Estimate = 4,85), u jahodníků nestříhaných nebyl vliv světla na velikost rostliny prokazatelný ($p = 0,065$; Estimate = -0,698) – směrnice přímky navíc ukazuje u těchto rostlin na záporný trend závislosti velikosti rostliny na dostupnosti světla.

V případě, že byly rostliny rozděleny na větší a menší, nebyla nalezena žádná signifikantní odlišnost mezi vlivem podmínek na klonální rozmnožování či velikost mezi oběma skupinami. Srovnání vlivu světla na velikost rostlin viz Tabulka 11.

Tabulka 11. <i>Fragaria vesca</i>	stříhání	p - hodnota	směrnice přímky	standartní chyba
model:				
velikost ~ světlo	ano	0,024	4,85	1,857
velikost ~ světlo	ne	0,065	-0,698	0,944
velikost ~ světlo	obojí	0,192	1,333	1,006

5. Diskuze

Díky sérii tří experimentů se mi podařilo odpovědět alespoň na část otázek, položených na počátku výzkumu. Rozhodně se mi podařilo zmapovat alespoň částečně vliv úrovně hnojení a osvětlení na klonální rozmnožování vybraných druhů rostlin. Rovněž jsem díky shodnému experimentálnímu designu v prvním a třetím pokusu mohla sledovat variabilitu klonální odpovědi uvnitř jednoho druhu – v tomto případě u jahodníku obecného (*Fragaria vesca*) a použití více druhů ve třetím experimentu mi umožnilo srovnat reakce rostlin na podmínky prostředí mezi jednotlivými druhy.

Pouze v menší míře se mi bohužel podařilo otestovat možný vliv několika podmínek prostředí najednou – tři ze šesti druhů vybraných do třetího experimentu nevykazovaly signifikantní reakci při tvorbě výběžků na úroveň osvětlení, což částečně znemožňovalo zkoumat možnou interakci úrovně osvětlení a hnojení. Navíc u některých druhů možná navržený experimentální design způsoboval změnu výsledků – konkrétně u psárky luční (*Alopecurus pratensis*) a jejích reakcí na světlo – viz dále. Na druhou stranu jsem díky měření velikostí zkoumaných rostlin mohla testovat rovněž vliv této velikosti jedince na parametry klonálního rozmnožování, případně interakci vlivu velikosti s dalšími proměnnými, což přineslo několik zajímavých výsledků. Díky nutnosti odstraňování přerostlých stolonů u jahodníku obecného při třetím experimentu se mi také podařilo zaznamenat zajímavý fenomén v reakci tohoto druhu na světlo, který by si jistě ještě zaslouhoval bližší prozkoumání (viz dále).

Dále jsem se pokusila srovnat mezidruhově vliv podmínek na klonální rozmnožování u jednotlivých druhů s ohledem na jejich přirozené podmínky výskytu, zastupované Ellenbergovými hodnotami. I tento experiment přinesl celkem zajímavé výsledky, ale domnívám se, že vyšlo najevo, že podrobnější studie na toto téma by musela nezbytně zahrnovat ještě více použitých druhů, případně by muselo dojít ke změnám v designu experimentu.

Bohužel se mi podařilo zjistit jen málo o tom, jakým způsobem reagují jahodníky na podmínky prostředí v přírodních habitatech. Otázky položené na počátku druhého experimentu tak zůstávají zatím nedořešeny.

5.1. Diskuze – jednotlivé experimenty

5.1.1. První pokus - Tvorba a růst stolonů u jahodníku obecného (*Fragaria vesca*)

Podařilo se mi potvrdit, že produkce a délka stolonů u jahodníku je skutečně ovlivňována podmínkami prostředí. Navržený experimentální design se prokázal jako velmi vhodný pro tento typ pokusu, a proto byl následně využit i při zkoumání většího množství druhů. Jako nejvýraznější se ukázaly být vlivy množství živin, velikosti rostliny a překvapivě rovněž přítomnosti či nepřítomnosti kvetení. Tyto tři hlavní proměnné měly významný dopad jak na celkovou velikost listů jahodníku, tak na produkci stolonů. Úroveň hnojení i velikost rostlin přitom měla patrný vliv na parametry klonálního rozmnožování i při použití jiných rostlinných druhů, takže tento výsledek nejspíš poukazuje na výrazný trend v ovlivňování klonálního rozmnožování u rostlin.

Jahodníky rostoucí ve skupinách s vyšší úživností měly prokazatelně větší pravděpodobnost, že vytvoří stolon. Nepodařilo se ovšem již prokázat, že by stolony těchto jahodníků byly nějak signifikantně ovlivněny ve své délce. Takovýto výsledek tedy mluví spíše proti konceptu živinového vyhledávání, jež bylo zmiňováno v úvodu, a při němž je důležité, že rostlina v úživném prostředí nejen zvyšuje množství vytvořených stolonů, ale rovněž že zkracuje jejich délku (Cain 1994). Pouhá vyšší tvorba stolonů beze změny obvyklé délky spíše ukazuje na prostou vyšší dostupnost zdrojů, jenž rostlina využívá k maximalizaci své fitness, viz (Slade a Hutchings 1987). Této domněnce by napovídala i závislost tvorby stolonů na velikosti rostliny, ze které lze usuzovat, že jahodníky mohou být při nízké úživnosti nuceny rozhodovat mezi investicí do vlastního růstu a do tvorby stolonů. Některé teoretické modely tento trade-off skutečně potvrzují, viz (Gardner a Mangel 1999). Rostliny rostoucí při vyšší dostupnosti živin mohou snáze dosáhnout vhodné velikosti k produkci stolonů a investovat více do této produkce.

Více hnojené jahodníky dosáhly prokazatelně větší velikosti, a vyprodukovaly tím pádem i více stolonů, ale přítomnost obou proměnných v ideálním modelu samostatně, nikoliv ve vzájemné interakci napovídá, že produkce stolonů byla závislá na úrovni hnojení výrazněji, než by bylo možné vysvětlit pouze skrze vliv hnojení na velikost rostliny. Tento fakt by naopak mohl poukazovat na to, že rostlina skutečně primárně reaguje také na množství živin na stanovišti a zvyšuje produkci svých stolonů v úživném prostředí, částečně bez ohledu na to, jaké velikosti sama dosahuje. Pokud se tedy v takovémto případě nejedná o živinovou odpověď (neboť nedochází ke zkracování výběžků), mohlo by toto chování být vysvětleno například snahou o rychlé rozšíření a obsazení celého vhodného habitatu (Dekroon a Hutchings 1995). Interpretace výsledků z tohoto pokusu je bohužel ztížena faktem, že žádný z jahodníků nevytvořil více, než jeden stolon, což částečně omezuje možnost porovnávat jejich délku.

Produkce stolonů byla rovněž pozitivně ovlivňována kvetením, ale pouze v případě, že tato pravděpodobnost kvetení byla brána jako samostatná proměnná, či zároveň s úrovní hnojení. Naopak pokud se kvetení dostalo do interakce s velikostí rostliny, jeho vliv na produkci stolonů byl negativní. Fakt, že kvetení samotné bez interakce s velikostí rostliny pravděpodobnost produkce stolonů zvyšuje, si vysvětlují například hypotézou, že některé rostliny investovaly celkově více do rozmnožování – a tedy kvetly, i produkovaly stolony ve zvýšené míře. Oba typy rozmnožování se pak zdály být vzájemně závislé. Naopak jiné rostliny mohly více investovat do svého růstu, zvyšovat svoji velikost, ale jejich investice do rozmnožování by pak mohla být celkově nižší. Je možné, že v takovém případě se velké rostliny musely „rozhodnout“ mezi kvetením či produkcí stolonů a že toto rozhodování mezi oběma typy rozmnožování funguje jako jakési trade-off. Podobné výsledky byly potvrzeny v několika studiích provedených na jiných klonálních druzích (Jurik 1985, Reekie a Bazzaz 1987), ale ne ve všech – například Schulze a kol. (2012) při terénním experimentu, také prováděném na jahodníku, nezjistili výraznější korelaci mezi kvetením a produkcí stolonů. Podle závěrů tohoto vědeckého týmu se převažující typ rozmnožování (pohlavní/klonální) může střídát v závislosti na podmínkách prostředí a zastoupení obou těchto typů se v průběhu pozorování měnilo od sezony k sezoně. Ani metaanalýza mnoha studií o klonálních druzích od Xie a kol. (2016) nepotvrdila žádnou signifikantní závislost mezi klonálním a neklonálním rozmnožováním. Faktem, mluvícím proti této „rozhodovací“ hypotéze rovněž je, že se mi nepodařilo prokázat signifikantní závislost mezi úrovní hnojení či osvětlením, a přítomnosti či nepřítomnosti kvetení u rostliny. Pokud by platilo, že rostlina investuje své zdroje buď do kvetení, či do produkce stolonů, očekávala bych, že kvetení bude na hlavních zdrojích - tedy hnojení a osvětlení - rovněž nějakým způsobem závislé. To se ale nepotvrdilo. Je možné, že kvetení je ovlivněno spíše jinými podmínkami, do pokusu nezařazenými, například teplotou, nebo délkou dne. Tuto hypotézu podporují i výsledky třetího experimentu, ve kterém, přestože úroveň hnojení, osvětlení i velikost rostlin byly shodné s pokusem prvním, nedošlo ke kvetení ani u jediného jahodníku.

Druhou možností je, že rostliny musí nejprve dosáhnout určité „hraniční“ velikosti a poté teprve mohou kvést, či tvořit stolon. Trade-off mezi klonálním a neklonálním rozmnožováním by se v takovém případě projevilo právě až při vlivu interakce kvetení a velikosti rostliny. Tuto teorii by mohl podporovat i další zjištěný fakt – totiž to, že při pokusu bylo rovněž zjištěno, že na kvetení je prokazatelně závislé i datum, kdy rostlina vytvoří stolon. Ty jahodníky, které kvetly, tvořily stolony později, než nekvetoucí rostliny. Tvorba kvetení ale naopak časově na produkci stolonů nijak nezávisela, byla ovlivněna pouze velikostí rostliny. Rostliny tedy možná mohly kvést až po dosažení určité velikosti, a v takovém případě spíše následně již nevytvořily stolon (nebo by jej vytvořily později, ale v rámci pokusu již k tomu nestihlo dojít). Proti této teorii

ovšem mluví fakt, že kvetení samotné ovlivňovalo produkci stolonů pozitivně. V případě trade-off mezi oběma typy rozmnožování po dosažení určité velikosti bych očekávala, že kvetení bude mít na produkci stolonů negativní dopad vždy – a možná u malých rostlin dokonce výraznější, než u velkých. Výsledek pokusu ovšem ukázal spíše opačný trend.

Ani třetí zjištěný fakt – tedy, že tvorba stolonů je pozitivně závislá na kvetení v interakci s úrovní hnojení – bohužel k možnosti ověření vytvořených hypotéz příliš nepřispívá. Vyšší úroveň hnojení znamená každopádně lepší prospívání rostliny. Pokud bychom se přiklonili k první hypotéze („rozhodovací“), můžeme si tento fakt vysvětlit tak, že rostlina buďto dostupnou energii využije k rozmnožování, čímž zvýší pravděpodobnost jak kvetení, tak produkce stolonů; nebo opět k růstu, přičemž doroste do ještě vyšší velikosti, možná i vykvetě, ale již nevytvoří stolon (nebo jej vytvoří později). Naopak pokud bychom spíše podporovali druhou hypotézu („rozmnožování až v určité velikosti“), dalo by se říci, že rostliny rostoucí při vyšší úrovni hnojení rychleji dosáhly hraniční velikosti pro kvetení, spíše vykvetly a možná následně ještě zvládly vytvořit stolon, takže se jejich pravděpodobnost produkce výběžků zvýšila, naopak u rostlin méně hnojených byl menší počet těch, co vykvetly a jen málo z nich ještě následně „mělo čas“ vytvořit stolony. Obě hypotézy tedy mohou být touto zjištěnou interakcí podpořeny.

Domnívám se, že tato problematika by si jistě zasloužila další zkoumání. Například by mohlo být zajímavé v dalších experimentech ověřit, zda se trade-off mezi kvetením a stolonizací projeví výrazněji, pokud by byly splněny i další vhodné podmínky (například vyšší teplota, prodlužování dne, větší stáří rostlin...), o kterých se předpokládá, že by u jahodníku mohly vyvolávat kvetení (viz (He a kol. 2011, Schulze a kol. 2012).

5.1.2. Druhý pokus - Tvorba a růst stolonů u jahodníku obecného (*Fragaria vesca*) v přírodním prostředí

V rámci tohoto experimentu se mi podařilo prokázat, že velikost rostliny ovlivňuje pozitivně produkci stolonů. Tento výsledek částečně odpovídá prvnímu pokusu a potvrzuje důležitou úlohu velikosti rostliny při změnách parametrů klonálního rozmnožování. Bohužel se již nepodařilo zjistit signifikantní interakci mezi kvetením, případně kvetením v interakci s velikostí rostlin a produkcí výběžků. Výsledky z prvního experimentu tedy v tomto bodě nemohou být nijak konkretizovány. Je zajímavé, že na produkci stolonů měla vliv velikost rostlin na počátku pokusu, a nikoliv na jeho konci (resp. při posledním započítaném měření rostlin), což napovídá, že data mohla být ke koci pokusu již pozměněna nevhodnými klimatickými podmínkami na stanovišti. Druhou možností je, že ke konci pokusu bylo vytvořeno již jen málo nových stolonů, a případná závislost se tedy neprojevila jako průkazná.

Na rozdíl od prvního pokusu, byla ale u těchto jahodníků zjištěna signifikantní závislost délky stolonů na zkoumaných proměnných – konkrétně na velikosti rostliny a kvetení. Rostliny, jež byly větší velikosti, produkovaly delší stolonu a rovněž kvetoucí rostliny měly výběžky signifikantně delší. Ovšem při interakci obou proměnných došlo opět k obrácení trendu a větší rostliny, které kvetly, měly výběžky naopak prokazatelně kratší, než ostatní. Takovéto výsledky jsou podobné výsledkům z prvního pokusu, ovšem zatímco tam byl podobný trend zaznamenán u ovlivnění produkce stolonů, zde se jednalo o jejich dosaženou délku. To je velmi zajímavé s ohledem na fakt, že dosažená délka výběžků byla rovněž prokazatelně závislá na jejich počtu. Ovšem negativní korelace mezi interakcí velikosti a kvetení a délkou stolonů opět poukazuje na fakt, že jahodníky, jež dorostly větší velikosti a kvetly, následně pravděpodobně tvořily stolonu buď později (a tyto nestačily pak dorůst příliš vysoké velikosti), nebo do jejich tvorby investovaly méně a jejich stolonu tak rostly pomaleji. Znovu se zde tedy projevuje trade-off mezi pohlavním a nepohlavním rozmnožováním, které je však z nějakého důvodu patrné pouze u větších rostlin. Bohužel v tomto experimentu nebylo možné zjistit úroveň živin na jednotlivých stanovištích s výskytem rostlin a nemůžeme tedy říci, zda by v této nalezené interakci hrála roli rovněž úživnost, jako tomu bylo u prvního pokusu.

Dalším zajímavým faktem je, že nebyla zjištěna signifikantní závislost mezi pravděpodobností, že jahodník uhynie, a jeho velikostí, či produkcí stolonů. To naznačuje, že k úhynům docházelo buďto zcela náhodně, nebo v závislosti na jiných, nezkoumaných parametrech prostředí – například na mikroklimatických podmínkách.

Pozorováním jsem ale mohla jasně zaznamenat, že rostliny, jimž se nedařilo dobře, a pravděpodobně se nacházely ve stresu, zkracovaly výrazně délku svých stolonů, nebo u nich dokonce docházelo k jejich odumírání, a to ještě předtím, než došlo k odumírání listů. Díky tomuto poznatku jsem následně mohla vyloučit některé hypotézy například o vlivu nedostatku živin, či možného sucha způsobeného přisvěcováním lampou na jahodníky ve skleníkovém experimentu, neboť tam prokazatelně k žádnému odumírání ani zkracování stolonů nedocházelo a dá se tedy předpokládat, že všem rostlinám se dařilo po celou dobu pokusu poměrně dobře.

Podrobnější zpracování dat u tohoto pokusu nebylo možné z důvodu (pravděpodobně) extrémních klimatických podmínek. Ani z dat nasbíraných před obdobím, než došlo k masivnímu úhynu označených jahodníků, se nepodařilo zjistit příliš mnoho signifikantních výsledků. Domnívám se, že ke změnám ve společenstvu mohlo docházet nepozorovaně již předtím, než došlo u jahodníků k úhynu, a že sesbíraná data mohou být tímto ovlivněna.

Co se týče navrženého experimentálního designu, fungoval až do úhynu jahodníků bez problémů. Rostliny bylo možné díky jejich rozmístění podél rovné linie dobře nalézt a díky nezaměnitelnému označení i rozpoznávat. I doba návštěvy lokality jedenkrát za čtrnáct dní se ukázala být jako poměrně vhodná, neboť většina nově narostlých stolonů nebyla v době jejich

prvního objevení a zaznamenání delší, než několik centimetrů. Pro příště by jistě bylo lepší udělat fytoecologické snímky na lokalitě ihned při zakládání pokusu, a případně je později opakovat, i když se obávám, že data o růstu jahodníků by stejně byla nepříznivými podmínkami ovlivněna. Bylo by ale možné alespoň využít některá naměřená data o lokalitě, což při tomto designu, při plánech na tvorbu snímků až v letních měsících, již nebylo možné.

5.1.3. Třetí pokus - Tvorba a růst klonálních spojení u dalších druhů rostlin

Při třetím pokusu jsem se rozhodla využít více rostlinných druhů a prozkoumat vliv podmínek prostředí na klonální rozmnožování mezidruhově. Rozhodla jsem se použít i druhy, které tvoří jak nadzemní stolony, tak rhizomy, se záměrem tuto jejich tvorbu více prozkoumat. Bohužel všechny druhy, které mohly tvořit rhizomy, tvořily pouze ty, a stolony se vyskytly jen u nerhizomatických druhů. Je možné, že rhizomy, jež mají i jinou, než rozmnožovací funkci (například zásobní) (Krigul a Lepik 2012), jsou u těchto druhů tvořeny přednostně a že ke tvorbě stolonů by u nich došlo až později. Na druhou stranu se mi podařilo prokázat, že i rhizomy mnou vybraných druhů reagují na podmínky prostředí, a to dokonce podobným způsobem, jako stolony, což je v rozporu s některými předchozími studiemi, ve kterých byly rhizomy předkládány jako orgány příliš na okolní prostředí nereagující (Dekroon a Hutchings 1995).

V experimentu jsem využila stejný design, jako v prvním pokusu, pouze jsem pozměnila způsob doplňkového zalévání rostlin, které bylo v prvním experimentu prováděno pro každou rostlinu zvlášť do květináče. To by v tomto pokusu při mnohem vyšším počtu pěstovaných rostlin bylo velmi časově náročné, proto jsem rostliny zalévala přímo do podmisek instalovaných pod květináči, což se ukázalo být jako lepší a rychlejší varianta. Do pokusu jsem zahrnula rovněž kontrolní rostliny, jež byly zalévány pouze vodou, a celková koncentrace podávaného hnojiva byla nižší, neboť se mi nepodařilo dohledat, kolik by měla vhodná koncentrace pro tyto divoce rostoucí rostliny být a měla jsem obavy z přehnojení rostlin. Jelikož ale v průběhu pokusu došlo jen k několika sporadickým úhynům jedinců a většině rostlin se dařilo dobře, byla tato použitá koncentrace patrně dostačující, ale ne příliš vysoká. Zároveň se mi podařilo prokázat i signifikantní rozdíly mezi hnojenou a nehnojenou skupinou v počtu i délce výběžků u většiny druhů.

Výsledky jednotlivých druhů

Agrostis stolonifera

U psinečku měla na produkci stolonů signifikantní vliv pouze úroveň hnojení. Jednalo se tedy o jeden z mála druhů, jenž nebyl ve své tvorbě stolonů ovlivněn velikostí rostlin. Je tedy možné, že produkce stolonů u tohoto druhu není vázaná na dosaženou velikost jedince, jako je

tomu pravděpodobně například u jahodníku. Tomu by napovídal i fakt, že se nepodařilo zjistit vliv velikosti rostliny na datum, kdy se stolony začaly tvořit.

Psineček byl navíc jediným zkoumaným druhem, u něhož byl prokázán vliv hnojení i na délku vytvořených výběžků. U ostatních druhů se tento vliv prokázat nepodařilo. Hnojení navíc mělo u psinečku vliv na tvorbu stolonů jak samostatně, tak v interakci s velikostí rostliny, přičemž zatímco samostatný vliv hnojení byl pozitivní, ale v interakci se projevoval naopak negativně. Takovýto výsledek bychom mohli považovat za znak živinového vyhledávacího, neboť je z něj patrné, že rostliny, jež dosáhly určité velikosti a zároveň se nacházely v úživném prostředí, měly stolony kratší, než by se očekávalo (viz (Cain 1994)). Je ovšem zajímavé, že tato vyhledávací odpověď se u psinečku projevila pouze v případě, že vliv hnojení byl do modelu zahrnut v interakci s velikostí. Je možné, že menším rostlinám se živinové vyhledávání nevyplatí tolik, jako velkým, podobně jako to bylo prokázáno v teoretickém modelu Oborny a kol. (2012). Nelze ovšem ani vyloučit hypotézu, že rostliny psinečku se (podobně jako jahodníky v předchozích pokusech) mohou rozhodovat mezi investicí do stolonů a do růstu. V případě tohoto druhu by ale investice do stolonů nespočívala v jejich přímé tvorbě (která může být řízena jinak, například právě úživností stanoviště), ale do jejich pozdějšího prodlužování. Rostliny, jež investovaly více do růstu, a byly tedy celkově větší, by poté měly stolony v průměru kratší, než ostatní, a výsledek by se tak mohl podobat živinovému vyhledávání. Negativní interakce hnojení a velikosti rostliny by poté mohla být vysvětlena například tím, že jedinci rostoucí ve vyšší úrovni živin měli stolonů signifikantně více, a tento efekt by pak mohl být výraznější.

Je zajímavé, že velikost rostlin psinečku byla, na rozdíl od všech ostatních druhů, pozitivně závislá na dostupnosti světla, ale nikoliv na úrovni hnojení. Více hnojení jedinci tedy nebyli v průměru větší, což spíše potvrzuje hypotézu o živinovém vyhledávání (rostliny byly velké bez ohledu na úživnost stanoviště, ale produkovaly stolony a měnily jejich délku v závislosti na této úživnosti), než „rozhodovací“ hypotézu (rostliny se rozhodovaly mezi růstem a investicí do výběžků, ale při vyšší dostupnosti zdrojů nebyly průměrně větší).

Výraznou závislost velikosti rostlin na dostupnosti světla si vysvětlují poměrně vysokými nároky tohoto druhu na světlo – z druhů zahrnutých do pokusu se jedná o jeden s nejvyšší Ellenbergovou hodnotou pro světlo (Ellenberg 1974), jež se navíc často vyskytuje v otevřených habitatech, například na písčných dunách (Kik, Vanandel a Joenje 1990), nebo naopak na podmáčených stanovištích s minimem jiné vegetace (Clarke, Welch a Gordon 1995). Je tedy možné, že dostupnost světla ve skleníku byla pro tento druh na hranici dostatečnosti a že umělé přisvětlování tak mohlo způsobit výrazné rozdíly ve velikostech rostlin mezi oběma skupinami. V tomto kontextu je zajímavé, že se mi nepodařilo prokázat vliv světla na délku

vytvořených stolonů, přestože například v pokusu Kik a kol. (1990) byl zaznamenán signifikantní rozdíl v délce stolonů u psíneků pěstovaných v různých úrovních osvětlení.

Alopecurus pratensis

U psárky luční byl prokázán vliv úrovně hnojení na počet rhizomů, nikoliv však již na jejich délku. Nemůžeme zde tedy pravděpodobně mluvit o pravém živinovém vyhledávání, spíše by tento druh bylo možné nazvat „pasivním vyhledávačem“, který využívá nalezené živiny ke zvyšování své fitness (Cain 1994) a možná i k rychlejšímu obsazování vhodné lokality (Brewer a Bertness 1996, Van Groenendael a kol. 1996), ale již se nesnaží aktivně vytrvát na úživných polích. Je zajímavé, že u psárky nebyl nalezen ani vztah mezi velikostí rostliny a počtem (či délkou) výběžků, jež byl jinak prokazatelný u většiny ostatních zkoumaných rostlin (kromě již zmiňovaného psínečku). Naopak byl u tohoto druhu zaznamenán vliv světla, a to jak na produkci, tak na délku rhizomů. V osvětlené skupině rostlin došlo ke snížení produkce rhizomů a tyto měly i nižší délku. Domnívám se, že tento trend může být způsobený vysokými nároky tohoto druhu na vlhkost (viz (Ellenberg 1974)), jež mohla být při umístění rostlin pod lampou nižší, než u rostlin neosvětlených. U válečky se tedy mohl projevit mírný vlhkostní stres, který nezasáhl velikost rostlin, ale omezil u nich tvorbu rhizomů. Tuto hypotézu by případně bylo možné dodatečně otestovat tím, že by se ramety válečky pěstovaly při podobném experimentálním designu, ale byly by zajištěny stoprocentně shodné vlhkostní podmínky v obou ošetřeních – například pomocí automatického zavlažování.

Brachypodium pinnatum

Válečka prapořitá se ve svých odpovědích na parametry prostředí výrazně lišila od ostatních druhů. Jak počet, tak délka výběžků u tohoto druhu byly ovlivněny světlem a velikostí rostliny, přičemž oba tyto parametry prostředí měly na produkci i délku rhizomů pozitivní vliv. Domnívám se, že tento výsledek může být způsoben vyšší dostupností energie pro rostliny pěstované v osvětlené skupině, které následně tuto energii využily jak k vyššímu růstu, tak k vyšší produkci rhizomů. Rhizomy nejsou obvykle považovány za orgány, s jejichž pomocí by se rostliny snažily nějak aktivně uniknout ze zastínění (Dekroon a Hutchings 1995, Dong, During a Werger 1997, Xie a kol. 2014), a proto jsem v tomto případě ani neočekávala, že by u nich nedostatek světla mohl vyvolat prodlužování. V podobné studii od DeKroon a kol. (1990), kde byl tento druh rovněž pěstován v podmínkách s rozdílnou úrovní osvětlení a hnojiva byla také zjištěna signifikantní pozitivní závislost v produkci rhizomů na úrovni osvětlení. Naopak délka rhizomů byla ve jmenované studii závislá nikoliv na osvětlení, ale na dostupnosti živin, což se u mne nepotvrdilo. Domnívám se, že rozpor ve výsledcích může být způsoben například tím, že válečky v předchozím experimentu tvořily pouze velmi krátké rhizomy, s průměrnou délkou

kolem 5 mm (přestože doba pěstování rostlin byla pět měsíců, tedy o tři měsíce déle, než u mne) a nebylo proto možné naměřené délky příliš přesně sledovat. V mém experimentu byla zjištěna také signifikantní závislost produkce i délky rhizomů na velikosti rostlin, přičemž tato velikost byla výrazně ovlivněna množstvím hnojiva. Je tedy rovněž možné, že v experimentu od DeKroon a kol. se neprojevil přímý vliv hnojení, ale pouze jeho dopad na zvyšování velikosti rostlin (která ovšem nebyla v rámci pokusu sledována). V mém experimentu hnojení žádný přímý vliv na klonální parametry druhu nemělo, a nelze tedy v tomto případě uvažovat o živinovém vyhledávání, a pravděpodobně ani o „pasivním vyhledávači“. Přesto se domnívám, že reakce tohoto druhu na parametry prostředí by si, i kvůli své odlišnosti a neobvyklosti, zasloužily ještě další zkoumání.

Fragaria vesca

Jahodník byl zařazen znovu do experimentu, abych mohla studovat případné vnitrodruhové změny v klonálním rozmnožování. Tento druh se nakonec ukázal být pro podobné experimenty nejvhodnějším, neboť produkuje velké množství stolonů, a to již při poměrně nízkém stáří rostliny. Tyto stolony jsou navíc jasně rozlišitelné od listů, či jiných rostlinných struktur (což nelze říci například o stolonech psinečku) a jejich počet obvykle nepřesáhne 10, což umožňuje dobře je od sebe odlišit, počítat a sledovat jejich růst.

Dá se říci, že výsledky třetího experimentu s jahodníkem byly do značné míry podobné, jako u experimentu prvního (srovnání výsledků obou experimentů s jahodníkem viz Tabulka 12). Počet vyprodukovaných stolonů na jednu rostlinu byl při tomto pokusu vyšší, ale u žádné z nich bohužel nedošlo ke kvetení. To považuji za poměrně nečekané, vzhledem k tomu, že první experiment probíhal v zimních měsících, zatímco třetí na jaře (délka světla byla přitom nastavována tak, aby odpovídala přirozené délce dne v daném období). Je možné, že rostliny použité v tomto experimentu byly příliš mladé, a proto u nich nedošlo ke kvetení. Ovšem naměřená velikost rostlin se od prvního pokusu příliš nelišila. Tento výsledek tedy pouze potvrzuje fakt, že kvetení u jahodníku je pravděpodobně závislé na jiných, dosud nezkoumaných parametrech prostředí, nebo že se zastoupení kvetoucích a nekvetoucích rostlin skutečně může lišit od sezony k sezoně, případně mezi jednotlivými populacemi (Schulze a kol. 2012).

Opět byla potvrzena pozitivní závislost počtu stolonů na hnojení a velikosti rostliny. Protože u rostlin nedošlo ke kvetení, nebylo možné prokázat případný obrat pozitivního trendu a můžeme tedy pouze říci, že obě tyto proměnné mají na produkci stolonů pozitivní vliv, přičemž vliv hnojení lze sledovat jak samostatně, tak patrně i skrze velikost rostlin, kterou vyšší úroveň živin rovněž zvyšuje. Naopak vliv hnojení na délku výběžků prokázán nebyl, takže se u tohoto druhu pravděpodobně nejedná o živinového vyhledávače, spíše o využívání nalezené vhodné plochy (viz diskuze prvního pokusu) ke zvyšování fitness (De Kroon a Schieving 1990).

Rozdíly oproti minulému experimentu byly ovšem nalezeny v případě ovlivňování délky vytvořených stolonů. Délka stolonů zde byla signifikantně závislá nejen na jejich počtu, ale navíc i na velikosti rostlin, dostupnosti světla a světla v interakci s velikostí rostliny. Fakt, že větší rostliny produkovaly stolonu delší, není až tak překvapivý s ohledem na to, že délka stolonů byla měřena čistě, a nikoliv v poměru k dosažené velikosti. Větší rostliny navíc tvořily stolonu prokazatelně dříve, takže tyto měly následně více času dorůst vyšší délky.

Ovšem již méně očekávatelným výsledkem je, že prodlužování stolonů bylo výraznější u osvětlených rostlin. Tento výsledek nepodporuje hypotézu, že by se jahodníky snažily prodlužováním stolonů uniknout ze zastínění, jež byla zaznamenána u mnoha jiných klonálních druhů (Methy, Alpert a Roy 1990, Sutherland a Stillman 1988, Waite 1994, Xie a kol. 2014). To je velmi zajímavé s ohledem na to, že jahodník obecný bývá považován spíše za luční rostlinu, která by mohla tuto schopnost vzdalování se od světelných konkurentů dobře využít (Huber 1996). Je pravda, že trend prodlužování stolonů na světle byl již u několika rostlinných druhů zaznamenán – například u vodní rostliny *Ludvigia hexapetala* (Liao a Harder 2014), či u invazních rostlin *Phyla canescens* a *Alternanthera philoxeroides* (Xu, Schooler a Van Klinken 2012). Dostupné studie se však příliš nezabývají důvody, proč k prodlužování stolonů na světle dochází. Dle mého názoru by se mohlo opět jednat o vyšší investici do klonálního rozmnožování, kterou si rostlina může dovolit díky vyšší dostupnosti energie z fotosyntézy, nebo, stejně jako při zvyšování produkce stolonů na úživných plochách, se rostlina může snažit rychle pokrýt nové, dosud neobsazené území svými klony (De Kroon a Schieving 1990). Vysoká dostupnost světla ve vlnových délkách vhodných pro fotosyntézu, jež vydávala lampa použitá v experimentu na přisvětlování rostlin, by mohla být pro rostlinu signálem, že se nachází v oblasti neobsazené jinými rostlinami (viz např. (Aphalo, Ballare a Scopel 1999, Kasperbauer 1987), na což by mohla reagovat právě snahou o produkci dlouhých stolonů, což by jí umožnilo rozmístit své ramety dále a pokrýt tak následně síť stolonů větší území. Tuto hypotézu ale příliš nepodporuje fakt, že nebyla nalezena prokazatelná závislost mezi počtem vyprodukovaných stolonů a úrovní osvětlení, pouze docházelo ke změně jejich délky.

Je také možné, že i rostliny nacházející se v neosvětlené části skleníku měly světla relativní dostatek, neboť byly rozmístěny poměrně daleko od sebe a nemusely konkurovat žádným vyšším bylinám, jako tomu bývá v přírodním prostředí, tudíž nebyly nuceny delší stolonu produkovat. Domnívám se, že spouštění „únikového mechanismu“ prodlužování stolonů je pro rostlinu poměrně energeticky náročné a tak je možné, že jej nebude využívat stále. Pokud by platila tato hypotéza, rostliny v zástinu by produkovaly stolonu „průměrné délky“ a výběžky rostlin na světle by se pak mohly zdát delší například díky tomu, že tyto dosáhly vyšší velikosti. Navrhované vysvětlení je ovšem v rozporu s faktem, že jahodník byl mezi vybranými druhy ten s nejvyššími nároky na světlo, dle Ellenbergových hodnot (Ellenberg 1974).

Velmi zajímavým výsledkem je, že do výsledného modelu byly světlo a velikost rostliny zahrnuty nejen samostatně, ale i ve vzájemné interakci, a že tato interakce naopak měla na délku vytvořených stolonů negativní vliv. Takovýto výsledek je trochu podobný výsledku venkovního pokusu, kde byla ovšem dostupnost světla nahrazena kvetením – kvetení samo mělo na délku výběžků vliv pozitivní, ale v interakci s velikostí rostliny negativní. V případě venkovního pokusu jsem vytvořila hypotézu, že kvetení je možné až při určité hraniční velikosti rostlin, a že rostliny se mohou za určitých podmínek rozhodnout, zda budou raději zvyšovat svou velikost (a následně dříve, či s vyšší pravděpodobností kvést), nebo investovat dostupné zdroje do prodlužování vytvořených stolonů. Pokud bychom se přiklonili k této hypotéze, bylo by v tomto případě možné tvrdit, že jahodníky rostoucí na světle rovněž raději zvyšovaly svou velikost, aby u nich mohlo dojít ke kvetení, a neinvestovaly tolik do prodlužování již vytvořených stolonů, zatímco jedinci rostoucí v neosvětlené skupině investovali více do stolonů a nepřipravovali se na kvetení. Tato teorie by ovšem vyžadovala, aby pravděpodobnost kvetení byla světlem rovněž ovlivněna (aby rostliny na světle měly vyšší šanci vykvést, a proto se snažily rychleji dosáhnout hraniční velikosti), což se ovšem nepotvrdilo. V jiných studiích byla ovšem závislost kvetení na dostupnosti světla u tohoto druhu prokázána (Rantanen a kol. 2014). Vliv světla na délku stolonů u tohoto druhu by si tedy rovněž jistě zasloužil další zkoumání, které ovšem může být ztíženo faktem, že ne vždy je možné tuto závislost prokázat, a to ani v případě, že podmínky pokusu budou velmi podobné navrženému experimentálnímu designu.

Velmi zajímavé se rovněž ukázaly být výsledky srovnávání jahodníků s odstříhanými a neodstříhanými stolonami. Podařilo se mi totiž prokázat, že obě skupiny se lišily svou závislostí mezi dostupností světla a velikostí rostliny. Tento výsledek považuji za důležitý s ohledem na to, že právě interakce světla a velikosti rostliny ovlivňovala signifikantně negativně délku vytvořených stolonů u tohoto druhu. Ovšem nepodařilo se mi bohužel najít žádnou studii, která by se zabývala tímto tématem, neboť k odstřížení stolonu došlo v rámci mého pokusu ve všech případech ještě před jeho zakořeněním, zatímco (pravděpodobně) naprostá většina proběhlých experimentů se zabývala spíše stříháním již etablovaných ramet. Fakt, že rostliny s odstříhanými stolonami reagovaly na dostupnost světla zvyšováním velikosti, zatímco u jahodníků neodstříhaných nebyla žádná podobná reakce prokázána (a případný trend by spíše ukazoval na negativní závislost) musí podle mého názoru souviset s velikostí rostlin. Rostliny ze stříhané skupiny byly prokazatelně větší (neboť jen u velkých jahodníků stolonami dorostly do té délky, že bylo nutné je ostříhat) a velikost rostlin zase může být dobrým ukazatelem např. fitness toho kterého jedince. Je možné, že některým jahodníkům se při umělém přisvícování dařilo z nějakého důvodu lépe, než jiným (například v rámci experimentu mohla na některých místech panovat mírná nerovnováha ve vlhkostních podmínkách, některé rostliny byly méně zastíněny okolními druhy atd.) a tyto tak lépe prospívaly. Takové jahodníky potom vykazovaly pozitivní reakce na světlo,

více rostly, produkovaly delší stolony (neboť byly větší, a vyšší velikost zvyšovala také průměrnou délku výběžku) a tudíž byly s vyšší pravděpodobností také ostříhány. Naopak ty rostliny, jimž se při přisvécování nedařilo, dosáhly menší velikosti a díky tomu měly i méně kratších stolonů, jež nebylo nutné odstříhávat. Přesto při testování všech jahodníků nevyšel vliv světla na velikost rostlin jako průkazný, a ani při rozdělení rostlin na „malé“ a „velké“ se tyto skupiny mezi sebou nelišily v odpovědi na světlo, co se počtu a délky výběžků týče. Nemohu tedy ani vyloučit, že se jahodníky liší v reakci na úroveň osvětlení vnitrodruhově samy o sobě, a že tato variabilita nemůže být vysvětlena nějakými jinými mechanismy. Tento poznatek by si rovněž patrně zasluhoval další zkoumání.

Tabulka 12.						
Jahodník I. pokus				Jahodník II. pokus		
	Počet stolonů	Délka stolonů	Datum	Počet stolonů	Délka stolonů	Datum
světlo	×	×	×	×	✓	×
hnojení	✓	×	×	✓	×	×
velikost	✓	✓	×	✓	✓	✓

Tabulka 12: Srovnání vlivu proměnných na jahodníky z prvního a posledního pokusu

Vysvětlivky: ✓ = signifikantní závislost mezi danou proměnnou a délkou či počtem vytvořených výběžků (není bráno v potaz, zda je tato pozitivní či negativní); × = nebyla prokázána signifikantní závislost mezi danou proměnnou a délkou či počtem výběžků

Stellaria holostea

U ptačince se nepodařilo najít příliš mnoho prokazatelných závislostí mezi podmínkami prostředí a parametry klonálního rozmnožování. Domnívám se, že pro tento druh byla doba pěstování dva měsíce příliš krátká. Rostliny nestačily v průběhu pokusu dorůst příliš vysoké velikosti (průměrná velikost rostlin byla kolem 3,5 cm) a pouze 10 jedinců vytvořilo alespoň jeden stolon (čtyři z neosvětlené skupiny a pět z osvětlené). Mezi osvětlenými a neosvětlenými rostlinami se navíc ukázal být rozdíl ve vlivu zkoumaných proměnných na klonální rozmnožování a zároveň i v produkci stolonů – žádná z rostlin rostoucích v nepřisvécované skupině neměla více, než jeden stolon, zatímco ve skupině osvětlené se vyskytly i rostliny se čtyřmi stolony. Tato nevyrovnanost a zároveň velký počet „nulových hodnot“ v datech o produkci a délce stolonů následně způsobovaly problémy při modelování vlivu proměnných pro celý druh (v modelu byl použit GLM s poissonovským rozdělením), kdy modelem predikovaná data neodpovídala zjištěným hodnotám. Domnívám se, že by tuto nevyrovnanost bylo možné odstranit použitím ZIP modelu (Zuur a kol. 2009), jenž umožňuje právě práci s daty s velkým zastoupením nulových hodnot; ovšem mé zkušenosti z této oblasti statistického

zpracovávání dat jsou zatím nedostačující. Byla jsem tedy nucena ptačince rozdělit na dvě skupiny podle úrovně osvětlení a s každou z těchto skupin následně pracovat zvlášť. Ovšem toto rozdělení následně samo o sobě přineslo velmi zajímavé výsledky.

Ptačince z osvětlené skupiny totiž vykazovaly signifikantní závislost produkce stolonů na velikosti rostliny, zatímco rostliny z neosvětlené skupiny byly ve své produkci závislé na úrovni hnojení. Pokud byla hladina světla shodná a vysoká, tvořily tedy více stolonů ty rostliny, jež byly větší, bez ohledu na to, v jaké úrovni živin se nacházely (vliv hnojení na velikost rostliny se nepodařilo v tomto případě potvrdit). Pokud byla ovšem hladina světla nižší, tvořily stolony malé i velké rostliny, přičemž ty z vyšší úrovně hnojení měly vyšší pravděpodobnost, že stolon vytvoří.

Je možné, úroveň osvětlení má pro tento druh větší význam, než dostupnost živin. V případě snížené dostupnosti světla se tak rostlinám dařilo hůře, stolonů měly celkově méně a vyšší pravděpodobnost vytvoření stolonu měli ti jedinci, jenž rostli ve více úživných prostředích (a měli tedy alespoň nějaký zdroj živin). Naopak rostlinám rostoucím v celkově vysoké dostupnosti světla se dařilo výrazně lépe, měly více stolonů a jejich produkce nebyla ovlivněna hnojením, ale pouze velikostí. Takovéto silné ovlivnění světlem se zdá být neobvyklé u druhu, jenž se vyskytuje především v zastíněných habitatech (Wodkiewicz a Gruszczynska 2014), ovšem i při pozdějším posuzování vlivu proměnných na všechny druhy dohromady bylo zjištěno, že rostliny z prostředí se sníženou dostupností světla jsou tímto světlem ovlivněny více, než rostliny z osluněných lokalit.

Mezidruhové srovnání vlivu proměnných

Přestože se jednotlivé druhy mezi sebou v klonálních reakcích na podmínky prostředí lišily, je možné vysledovat určité shodné trendy – většina z nich například byla ovlivněna v produkci či délce výběžků úrovní hnojení a/nebo velikostí rostliny, přičemž obě tyto proměnné měly (samostatně) na tyto parametry pozitivní vliv (srovnání vlivu jednotlivých proměnných mezi druhy viz Tabulka 13). Je zajímavé, že toto shodné působení velikosti rostlin a dostupnosti hnojiva bylo nalezeno jak u druhů produkujících stolony, tak u těch, jež vytvořily rhizomy. To je v rozporu se závěry mnoha předchozích experimentů, v nichž se předpokládá, že rhizomy nejsou podmínkami prostředí příliš ovlivnitelné (např. (Dekroon a Hutchings 1995, Dong, During a Werger 1997, Hutchings a Wijesinghe 1997, Xie a kol. 2014). Jiné pokusy, ale tyto hypotézy nepotvrdily, například ve studii Schmid a kol. (1992) bylo zjištěno, že reakce různých druhů rhizomatických rostlin na úroveň hnojení se liší v závislosti na klonální architektuře a obvyklých podmínkách růstu daného druhu. Podobně skřípina *Scirpus olneyi*, jenž produkuje pouze podzemní rhizomy, mění jejich délku signifikantně v závislosti na dostupnosti živin (Ikegami, Whigham a Werger 2007).

Ze sledovaných druhů se podařilo prokázat čisté živinové vyhledávání pouze u psinečku výběžkatého. Žádný s ostatních druhů nesplňoval obě podmínky pro vyhledávání – tedy neprodukoval při vysoké úživnosti více výběžků a zároveň nebyly jeho výběžky v takových podmínkách signifikantně kratší. U jahodníku, psinečku a psárky sice hnojení mělo vliv na produkci stolonů, nikoliv ale na jejich délku, takže by se tyto rostliny daly spíše považovat za pasivní usazovače (Cain 1994, Dekroon a Knops 1990).

Na rozdíl od hnojení a velikosti rostliny, jenž měly velký vliv na klonální plasticitu u téměř všech sledovaných druhů, úroveň osvětlení naopak většinu pokusných rostlin vůbec neovlivňovala. Je zajímavé, že u většiny druhů neovlivňovalo svícení ani velikost rostlin, a to přesto, že byla použita speciální lampa vydávající světlo o vlnových délkách vhodných pro fotosyntézu, a dalo by se tedy předpokládat, že se osvětleným jedincům bude dařit lépe a budou dosahovat větší velikosti. Závislost mezi produkcí či délkou výběžků a osvětlením byla v tomto pokusu signifikantně prokázána pouze u dvou druhů – válečky prapořité (*Brachypodium pinnatum*) a psárky luční (*Alopecurus pratensis*). V obou případech se přitom jedná o druhy, jež tvořily rhizomy, tedy orgány uložené pod zemí, o nichž příliš často nepředpokládá, že by mohly být ovlivněny světlem (Dekroon a Hutchings 1995, Dong, During a Werger 1997, Hutchings a Wijesinghe 1997). Na druhou stranu nedávnější studie Yue a kol. (2004) reakci rhizomatických druhů na zastínění potvrdila – bambusy (*Phyllostachys praecox*), pěstované v tomto experimentu v odlišných světelných podmínkách se lišily v množství i délce produkovaných rhizomů, a to tak, že rostliny s vyšším zastíněním produkovaly rhizomů signifikantně méně a tyto byly kratší. Naopak rostliny kopytníku (*Assarum candense*) produkovaly signifikantně delší rhizomy, v osvětlenějších habitatech (Cain a Damman 1997). I oba mé pokusné druhy přitom reagovaly na osvětlení odlišně – u válečky došlo ke zvýšení tvorby stolonů, ale nebyla ovlivněna jejich délka. Naopak u válečky prapořité došlo v osvětlené skupině ke snížení produkce rhizomů a tyto měly i nižší délku.

Krom vlivu proměnných zastoupených samostatně se jahodníku a psinečku podařilo prokázat rovněž interakci více proměnných dohromady. V obou případech se jednalo o interakci světla či hnojení a velikosti rostliny na délku stolonů a vliv této interakce byl vždy vyhodnocen jako záporný. Domnívám se, že tyto výsledky mohou poukazovat na klasické trade-off v rozmnožování rostlin – tedy zda je lepší množení ihned a menší investice do potomků, či naopak větší investice do růstu a odložení rozmnožování na pozdější dobu (Bonser a Aarssen 2009, Weiner a kol. 2009).

Druh	<i>Agrostis stolonifera</i>			<i>Fragaria vesca</i>			<i>Brachypodium pinnatum</i>		<i>Alopecurus pratensis</i>		<i>Stellaria holostea</i>		
kategorie	výběžky počet	výběžky délka	datum	výběžky počet	výběžky délka	datum	výběžky počet	výběžky délka	výběžky počet	výběžky délka	výběžky počet	výběžky délka	výběžky datum
hnojení	✓	✓	×	✓	×	×	×	×	✓	×	✓	×	×
světlo	×	×	×	×	✓	×	✓	×	✓	✓	×	×	×
velikost	×	✓	×	✓	✓	✓	✓	✓	×	×	✓	×	×

Tabulka 13: Mezidruhové srovnání vlivu proměnných na produkci a délku výběžků klonálních rostlin

Vysvětlivky: ✓ = signifikantní závislost mezi danou proměnnou a délkou či počtem vytvořených výběžků (není bráno v potaz, zda je tato pozitivní či negativní); × = nebyla prokázána signifikantní závislost mezi danou proměnnou a délkou či počtem výběžků

Mezidruhové srovnání vlivu proměnných, s ohledem na podmínky prostředí

Při testování směrnic přímek jednotlivých druhů pro různé závislosti parametrů rozmnožování na podmínkách prostředí proti Ellenbergovým hodnotám pro tyto druhy se jako signifikantní ukázal být pouze vliv světla na produkci a délku výběžků, testovaný v závislosti na Ellenbergových hodnotách pro vlhkost. V obou případech je ale nutno říci, že velký vliv na výsledky testu měl výrazně negativní dopad osvětlení na produkci i délku stolonů u psárky (*Alopecurus pratensis*), jenž je zároveň druhem s nejvyšší Ellenbergovou hodnotou pro vlhkost. Pro lepší zhodnocení výsledků by bylo pravděpodobně nutné použít větší množství testovaných druhů. Určité trendy se projeví i u ostatních závislostí, přestože žádná jiná z nich nebyla statisticky signifikantní. Druhy rostoucí spíše v úživnějších habitatech projevovaly silnější závislost růstu a délky výběžků na intenzitě hnojení. Je možné, že druhy z živinově bohatších habitatů jsou více vystaveny konkurenci na svých obvyklých stanovištích a proto se jim více vyplatí rychlá investice do rozmnožování, pokud takovýto habitat naleznou (Peltzer 2002, Pennings a Callaway 2000). Rovněž se nabízí hypotéza, že druhy z úživnějších habitatů jsou lépe adaptovány na vyšší koncentrace hnojiva, jež byly použity v pokusu, a že tím pádem tyto druhy v nejvíce hnojených treatmentech lépe prospívaly a tvořily více delších výběžků.

Zcela opačný trend se ukázal u vlivu světla na klonální rozmnožování korelovaného s Ellenbergovými hodnotami pro světlo. Rostliny využívající spíše zastíněné habitaty zde byly světlem ovlivňovány v růstu i délce stolonů více, než druhy světlomilné. Je možné, že stínomilné druhy reagují na světlo s vyšší intenzitou, neboť se jim více vyplatí obsadit potenciální nový habitat bez světelné konkurence ostatních rostlin (Harper a Bernhard 1985, Schmitt a Wulff 1993, Solangaarachchi a Harper 1987, Stuefer 1996). Takováto reakce by byla opodstatněná například u do pokusu zahrnutých trav, jež se obvykle vyskytují v silně konkurenčním prostředí luk. Ovšem vzhledem k tomu, že vliv světla na klonální rozmnožování během pokusu nebyl

u většiny druhů prokazatelný, nejsem si jistá, že je možné tento fenomén z dostupných dat dostatečně popsat. U rostlin rozmnožujících se rhizomy bych navíc očekávala odlišný důvod reakce na světlo – tedy že tyto rostliny budou spíše tvořit větší počet rhizomů kvůli svému vyššímu příjmu energie, nebo fitness, než kvůli úniku ze zastínění, jako to dělají rostliny se stolony. Je proto diskutabilní, jak jsou v tomto případě výsledky testování druhů porovnatelné.

Z výsledků testování není patrný ani žádný výrazný soulad mezi reakcemi druhů patřících k jedné čeledi. Ani z výsledků testování pro každý druh zvlášť se podobná reakce neukázala. Rostliny z čeledi *Poaceae* naopak vykazovaly v parametrech rozmnožování téměř nejvyšší rozrůzněnost. Zdá se tedy, že druhy jsou ve svých reakcích ovlivněny spíše prostředím, ve kterém se vykytují, případně typem spojení, než příslušností k čeledím. Pro podrobnější výsledky by však jistě bylo nutné zahrnout do experimentu více druhů, se shodným typem klonálních spojení.

6. Závěr

Z výsledků všech proběhlých experimentů vyplývá, že množství hnojiva, dostupnost světla a velikost rostliny mají prokazatelný vliv na produkci a růst výběžků u klonálních rostlin, konkrétně u druhů *Agrostis stolonifera*, *Brachypodium pinnatum*, *Alopecurus pratensis*, *Fragaria vesca* a *Stellaria holostea*. Nejvíce ovlivňujícími proměnnými se ukázaly být velikost rostliny a úroveň hnojení. Obě tyto proměnné samostatně měly na produkci a délku vyprodukovaných výběžků u všech druhů vždy pozitivní vliv, zatímco vliv světla byl u některých druhů pozitivní, ale u jiných negativní. U dvou použitých druhů - psinečku (*Agrostis stolonifera*) a jahodníku (*Fragaria vesca*) se rovněž vyskytla prokazatelná závislost délky vyprodukovaných výběžků na více proměnných ve vzájemné interakci. Vliv těchto proměnných dohromady v interakci byl přitom překvapivě přesně opačný, než jejich vliv samostatně. U psinečku se dále objevila závislost mezi parametry klonálního rozmnožování a podmínkami prostředí, jež připomíná živinové vyhledávání.

Většina druhů reagovala na podmínky prostředí podobným způsobem, přestože u žádného se nevyskytla signifikantní reakce na všechny proměnné zahrnuté do pokusu. Reakce rostlin v rámci jedné čeledi nevykazovaly větší podobnost, než napříč čeleděmi, spíše se zdá, že druhy vyskytující se v podobných podmínkách, mohou na jednotlivé proměnné reagovat podobným způsobem a s podobnou intenzitou. Tato otázka ale bude pravděpodobně vyžadovat ještě další zkoumání. Zajímavé je, že druhy tvořící rhizomy se ve svých reakcích na podmínky prostředí nijak intenzivně nelišily od druhů produkujících stolony.

Při opakovaném pokusu prováděném na jednom druhu (konkrétně *Fragaria vesca*) při podobném experimentálním designu, ale s jinými jedinci, bylo zjištěno, že plastická reakce klonálního rozmnožování na hlavní zkoumané podmínky prostředí se v rámci tohoto druhu příliš neliší. Hlavní zkoumané proměnné (úroveň hnojení a dostupnost světla) ale mohou hrát roli v interakci s jinými (například s přítomností kvetení), jež nebyly do pokusu zahrnuty, či nemusely být při jeho průběhu zaznamenávány.

7. Seznam použité literatury

- Alpert, P. 1990. "Water sharing among ramets in a desert population of *Distichlis spicata* (Poaceae)." *American Journal of Botany* 77 (12):1648-1651. doi: 10.2307/2444496.
- Alpert, P. 1996. "Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*." *Journal of Ecology* 84 (3):395-406. doi: 10.2307/2261201.
- Alpert, P. a E. L. Simms. 2002. "The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust?" *Evolutionary Ecology* 16 (3):285-297. doi: 10.1023/a:1019684612767.
- Alpert, P.; de Kroon, H. 1987. "Resource sharing heterogeneity by spatial division of labour." *Oecologia* 70 (70):227-233. doi: 10.1007/bf02348417.
- Angevine, M. W. 1983. "Variations in the demography of natural populations of the wild strawberries *Fragaria vesca* and *Fragaria virginiana*." *Journal of Ecology* 71 (3):959-974. doi: 10.2307/2259605.
- Aphalo, P. J., C. L. Ballare a A. L. Scopel. 1999. "Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition." *Journal of Experimental Botany* 50 (340):1629-1634. doi: 10.1093/jexbot/50.340.1629.
- Birch, C. P. D. a M. J. Hutchings. 1994. "Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*." *Journal of Ecology* 82 (3):653-664. doi: 10.2307/2261272.
- Bonser, S. P. a L. W. Aarssen. 2009. "Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations." *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 11 (1):31-40. doi: 10.1016/j.ppees.2008.10.003.
- Brewer, J. S. a M. D. Bertness. 1996. "Disturbance and intraspecific variation in the clonal morphology of salt marsh perennials." *Oikos* 77 (1):107-116. doi: 10.2307/3545590.
- Bullock, J. M., A. M. Mortimer a M. Begon. 1994. "Physiological integration among tillers of *Holcus lanatus* age dependence and responses to clipping and competition." *New Phytologist* 128 (4):737-747. doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04037.x.
- Burnham, P. a D. Anderson. 2002. "Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach." *Springer*. doi: 0-387-95364-7.
- Cain, M. L. 1994. "Consequences of foraging in clonal plant species." *Ecology* 75 (4):933-944. doi: 10.2307/1939417.
- Cain, M. L. a H. Damman. 1997. "Clonal growth and ramet performance in the woodland herb, *Asarum canadense*." *Journal of Ecology* 85 (6):883-897. doi: 10.2307/2960609.
- Campbell, B. D., J. P. Grime a J. M. L. Mackey. 1991. "A trade off between scale and precision in resource foraging." *Oecologia* 87 (4):532-538. doi: 10.1007/bf00320417.
- Clarke, J. L., D. Welch a I. J. Gordon. 1995. "The Influence of vegetation pattern on the grazing of heather moorland by red deer and sheep 1. The Location of animals on grass heather mosaics." *Journal of Applied Ecology* 32 (1):166-176. doi: 10.2307/2404426.
- Clevering, O. A., H. Brix a J. Lukavska. 2001. "Geographic variation in growth responses in *Phragmites australis*." *Aquatic Botany* 69 (2-4):89-108. doi: 10.1016/s0304-3770(01)00132-2.
- De Kroon, H. a F. Schieving. 1990. "Resource partitioning in relation to clonal growth strategy." *Clonal growth in plants: regulation and function* 113 - 130.
- Dekroon, H. a M. J. Hutchings. 1995. "Morphological plasticity in clonal plants - the foraging concept reconsidered." *Journal of Ecology* 83 (1):143-152. doi: 10.2307/2261158.
- Dekroon, H. a J. Knops. 1990. "Habitat exploration through morphological plasticity in 2 chalk grassland perennials." *Oikos* 59 (1):39-49. doi: 10.2307/3545120.
- Dekroon, H. a F. Schieving. 1991. "Resource allocation patterns as a function of clonal morphology - a general model applied to a foraging clonal plant." *Journal of Ecology* 79 (2):519-530. doi: 10.2307/2260730.

- Dong, M. 1995. "Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration." *Oecologia* 101 (3):282-288. doi: 10.1007/bf00328813.
- Dong, M. a H. Dekroon. 1994. "Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes." *Oikos* 70 (1):99-106. doi: 10.2307/3545704.
- Dong, M., H. J. During a M. J. A. Werger. 1997. "Clonal plasticity in response to nutrient availability in the pseudoannual herb, *Trientalis europaea* L." *Plant Ecology* 131 (2):233-239. doi: 10.1023/a:1009783921753.
- Ellenberg, H. 1974. "Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas." *Scripta Geobotanica* (9):1 - 97. doi: 10.2307/3545726.
- Gardner, S. N. a M. Mangel. 1999. "Modeling investments in seeds, clonal offspring, and translocation in a clonal plant." *Ecology* 80 (4):1202-1220. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1202:miisco]2.0.co;2.
- Gray, E. a N. M. Call. 1993. "Fertilization and mowing of persistence of indian mockstrawberry (*Duchesnea indica*) in a tall Festuceue (*Festuca arundinacea*) lawn." *Weed Science* 41 (4):548-550.
- Harper, J. L. a S. Bernhard. 1985. "Clonal growth in grassland perennials." *Journal of Ecology* 73 (4):793-808. doi: 10.1007/bf00345535.
- Hartnett, D. C. 1993. "Regulation of clonal growth and dynamics of *Panicum virgatum* (Poaceae) in tallgrass prairie - effects of neighbor removal and nutrient addition." *American Journal of Botany* 80 (10):1114-1120. doi: 10.2307/2445538.
- Hartnett, D. C. a F. A. Bazzaz. 1985. "The integration of neighborhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*." *Journal of Ecology* 73 (2):415-427. doi: 10.2307/2260484.
- He, W. M., P. Alpert, F. H. Yu, L. L. Zhang a M. Dong. 2011. "Reciprocal and coincident patchiness of multiple resources differentially affect benefits of clonal integration in two perennial plants." *Journal of Ecology* 99 (5):1202-1210. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01848.x.
- Huber, H. 1996. "Plasticity of internodes and petioles in prostrate and erect *Potentilla* species." *Functional Ecology* 10 (3):401-409. doi: 10.2307/2390290.
- Huber, H., A. Fijan a H. J. During. 1998. "A comparative study of spacer plasticity in erect and stoloniferous herbs." *Oikos* 81 (3):576-586. doi: 10.2307/3546778.
- Huber, H. a J. F. Stuefer. 1997. "Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: Functional response or allometric effect?" *Oecologia* 110 (4):478-486. doi: 10.1007/s004420050183.
- Hutchings, M. J. 1999. "Clonal plants as cooperative systems: Benefits in heterogeneous environments." *Plant Species Biology* 81 (3):1-10.
- Hutchings, M. J. a E. A. John. 2004. "The effects of environmental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning." *Annals of Botany* 94 (1):1-8. doi: 10.1093/aob/mch111.
- Hutchings, M. J. a D. K. Wijesinghe. 1997. "Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants." *Trends in Ecology & Evolution* 12 (10):390-394. doi: 10.1016/s0169-5347(97)87382-x.
- Chabot, B. F. 1978. "Environmental-influences on photosynthesis and growth in *Fragaria-vesca*." *New Phytologist* 80 (1):87-98. doi: 10.1111/j.1469-8137.1978.tb02267.x.
- Chen, J. S., D. Yu, Q. Liu a M. Dong. 2004. "Clonal integration of the stoloniferous herb *Fragaria vesca* from different altitudes in Southwest China." *Flora* 199 (4):342-350. doi: 10.1078/0367-2530-00162.
- CHMU. 2015. "Český hydrometeorologický ústav." <http://portal.chmi.cz/>, last modified July 10, 2016.
- Ikegami, M., D. F. Whigham a M. J. A. Werger. 2007. "Responses of rhizome length and ramet production to resource availability in the clonal sedge *Scirpus olneyi* A. Gray." *Plant Ecology* 189 (2):247-259. doi: 10.1007/s11258-006-9181-9.

- J., Klimesova a De Bello F. "Clo-Pla3 – database of clonal growth of plants from Central Europe." <http://clopla.butbn.cas.cz/>. doi: 10.2307/2260945.
- Jurik, T. W. 1985. "Differential costs of sexual and vegetative reproduction in wild strawberry populations." *Oecologia* 66 (3):394-403. doi: 10.1007/bf00378305.
- Kasperbauer, M. J. 1987. "Far-red light reflexion from green leaves and effects on phytochrome mediated assimilate partitioning under field conditions." *Plant Physiology* 85 (2):350-354. doi: 10.1104/pp.85.2.350.
- Kik, C., J. Vanandel a W. Joenje. 1990. "Life history variation in ecologically contrasting populations of *Agrostis stolonifera*." *Journal of Ecology* 78 (4):962-973. doi: 10.2307/2260946.
- Klimes, L. 1997. "Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function." *The ecology and evolution of clonal plants* 189 (2):1-29. doi: 10.1007/s11258-006-9181-9.
- Krigul, M. a K. Lepik. 2012. "Applying Knowledge Sharing Theories to the Processes of Developing of a Helsinki-Tallinn Knowledge Region." *Ifkad - Kcws 2012: 7th International Forum on Knowledge Asset Dynamics, 5th Knowledge Cities World Summit: Knowledge, Innovation and Sustainability: Integrating Micro & Macro Perspectives*:2247-2264.
- Lenssen, J. P. M., C. Shock, T. Speek, H. J. During a H. de Kroon. 2005. "Experimental ramet aggregation in the clonal plant *Agrostis stolonifera* reduces its competitive ability." *Ecology* 86 (5):1358-1365. doi: 10.1890/04-0939.
- Liao, M. J., F. H. Yu, M. H. Song, S. M. Zhang, J. Z. Zhang a M. Dong. 2003. "Plasticity in R/S ratio, morphology and fitness-related traits in response to reciprocal patchiness of light and nutrients in the stoloniferous herb, *Glechoma longituba* L." *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 24 (5-6):231-239. doi: 10.1016/j.actap.2003.07.001.
- Liao, W. J. a L. D. Harder. 2014. "Consequences of Multiple Inflorescences and Clonality for Pollinator Behavior and Plant Mating." *American Naturalist* 184 (5):580-592. doi: 10.1086/678117.
- Luo, X. G. a M. Dong. 2002. "Architectural plasticity in response to soil moisture in the stoloniferous herb, *Duchesnea indica*." *Acta Botanica Sinica* 44 (1):97-100.
- Malinikova, E., J. Kukla, M. Kuklova a M. Balazova. 2013. "Altitudinal variation of plant traits: morphological characteristics in *Fragaria vesca* L. (Rosaceae)." *Annals of Forest Research* 56 (1):79-89.
- Marcuvitz, S. a R. Turkington. 2000. "Differential effects of light quality, provided by different grass neighbours, on the growth and morphology of *Trifolium repens* L. (white clover)." *Oecologia* 125 (2):293-300. doi: 10.1007/s004420000453.
- Methy, M., P. Alpert a J. Roy. 1990. "Effects of light quality and quantity on growth of the clonal plant *Eichhornia crassipes*." *Oecologia* 84 (2):265-271.
- Morgan, D. C. a H. Smith. 1981. "Control of development in *Chenopodium album* by shadelight - rhe effect of light quantity (total fluence rate) and quality (red-farred ratio)." *New Phytologist* 88 (2):239-248. doi: 10.1111/j.1469-8137.1981.tb01720.x.
- Oborny, B. 1994. "Growth rules in clonal plants and environmental predictability - a simulation study." *Journal of Ecology* 82 (2):341-351. doi: 10.2307/2261302.
- Oborny, B. a P. Englert. 2012. "Plant growth and foraging for a patchy resource: A credit model." *Ecological Modelling* 234:20-30. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2011.12.017.
- Peltzer, D. A. 2002. "Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* Salicaceae) invasion into prairie." *American Journal of Botany* 89 (3):494-499. doi: 10.3732/ajb.89.3.494.
- Pennings, S. C. a R. M. Callaway. 2000. "The advantages of clonal integration under different ecological conditions: A community-wide test." *Ecology* 81 (3):709-716.
- Pilon, J. a L. Santamaria. 2002. "Clonal variation in morphological and physiological responses to irradiance and photoperiod for the aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*." *Journal of Ecology* 90 (5):859-870. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00716.x.
- Piqueras, J., L. Klimes a P. Redbo-Torstensson. 1999. "Modelling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea* L." *Plant Ecology* 141 (1-2):117-127. doi: 10.1023/a:1009845014687.

- Price, E. A. C., M. J. Hutchings a C. Marshall. 1996. "Causes and consequences of sectoriality in the clonal herb *Glechoma hederacea*." *Vegetatio* 127 (1):41-54. doi: 10.1007/bf00054846.
- R, Development Core Team. 2014. "R: A Language and Environment for Statistical Computing." *R Foundation for Statistical Computing*.
- Rantanen, M., T. Kurokura, K. Mouhu, P. Pinho, E. Tetri, L. Halonen, P. Palonen, P. Elomaa a T. Hytonen. 2014. "Light quality regulates flowering in FvFT1/FvTFL1 dependent manner in the woodland strawberry *Fragaria vesca*." *Frontiers in Plant Science* 5:11. doi: 10.3389/fpls.2014.00271.
- Reekie, E. G. a F. A. Bazzaz. 1987. "Reproductive effort in plants 3. Effect of reproduction on vegetative activity." *American Naturalist* 129 (6):907-919. doi: 10.1086/284683.
- Roiloa, S. R. a R. Retuerto. 2007. "Responses of the clonal *Fragaria vesca* to microtopographic heterogeneity under different water and light conditions." *Environmental and Experimental Botany* 61 (1):1-9. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.02.006.
- Sammul, M., K. Kull, T. Niitla a T. Mols. 2004. "A comparison of plant communities on the basis of their clonal growth patterns." *Evolutionary Ecology* 18 (5-6):443-467. doi: 10.1007/s10682-004-5139-3.
- Schmid, B. a F. A. Bazzaz. 1992. "Growth responses of rhizomatous plants to fertilizer application and interference." *Oikos* 65 (1):13-24. doi: 10.2307/3544882.
- Schmitt, J. a R. D. Wulff. 1993. "Light spectral quality, phytochrome and plant competition." *Trends in Ecology & Evolution* 8 (2):47-51. doi: 10.1016/0169-5347(93)90157-k.
- Schulze, J., R. Rufener, A. Erhardt a P. Stoll. 2012. "The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the perennial herb *Fragaria vesca*." *Population Ecology* 54 (3):369-380. doi: 10.1007/s10144-012-0321-x.
- Skalova, H., S. Pechackova, J. Suzuki, T. Herben, T. Hara, V. Hadincova a F. Krahulec. 1997. "Within population genetic differentiation in traits affecting clonal growth: *Festuca rubra* in a mountain grassland." *Journal of Evolutionary Biology* 10 (3):383-406. doi: 10.1007/s000360050031.
- Slade, A. J. a M. J. Hutchings. 1987. "The effects nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*." *Journal of Ecology* 75 (1):95-112. doi: 10.2307/2260538.
- Solangaarachchi, S. M. a J. L. Harper. 1987. "The effect of canopy filtered light on the growth of white clover *Trifolium repens*." *Oecologia* 72 (3):372-376. doi: 10.1007/bf00377566.
- Stuefer, J. F. 1996. "Potential and limitations of current concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity." *Vegetatio* 127 (1):55-70. doi: 10.1007/bf00054847.
- Sultan, S. E. 2000. "Phenotypic plasticity for plant development, function and life history." *Trends in Plant Science* 5 (12):537-542. doi: 10.1016/s1360-1385(00)01797-0.
- Sun, X. L., J. Z. Niu a H. Zhou. 2011. "Buffalograss decreases ramet propagation in infertile patches to enhance interconnected ramet proliferation in fertile patches." *Flora* 206 (4):380-386. doi: 10.1016/j.flora.2010.09.008.
- Sutherland, W. J. a R. A. Stillman. 1988. "The foraging tactics of plants." *Oikos* 52 (3):239-244. doi: 10.2307/3565196.
- Svensson, B. M., B. Floderus a T. V. Callaghan. 1994. "Lycopodium annotinum and light quality - growth responses under canopies of two *Vaccinium* species." *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29 (2):159-166. doi: 10.1007/bf02803792.
- Thompson, L. 1993. "The influence of natural canopy density on the growth of white clover, *Trifolium repens*." *Oikos* 67 (2):321-324. doi: 10.2307/3545478.
- Tworkoski, T. J., T. E. Benassi a F. Takeda. 2001. "The effect of nitrogen on stolon and ramet growth in four genotypes of *Fragaria chiloensis* L." *Scientia Horticulturae* 88 (2):97-106. doi: 10.1016/s0304-4238(00)00198-9.
- Van Groenendaal, J. M., L. Klimes, J. Klimesova a R. J. J. Hendriks. 1996. "Comparative ecology of clonal plants." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 351 (1345):1331-1339.

- Van Kleunen, M. a M. Fischer. 2001. "Adaptive evolution of plastic foraging responses in a clonal plant." *Ecology* 82 (12):3309-3319. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[3309:aeopfr]2.0.co;2.
- Van Kleunen, M., M. Fischer, B. Schmid a M. van Kleunen. 2000. "Clonal integration in *Ranunculus reptans*: by-product or adaptation?" *Journal of Evolutionary Biology* 13 (2):237-248.
- Vuorisalo, T. a M. J. Hutchings. 1996. "On plant sectoriality, or how to combine the benefits of autonomy and integration." *Vegetatio* 127 (1):3-8. doi: 10.1007/bf00054841.
- Waite, S. 1994. "Field evidence of plastic growth responses to habitat heterogeneity in the clonal herb *Ranunculus repens*." *Ecological Research* 9 (3):311-316. doi: 10.1007/bf02348417.
- Walters, M. B. a P. B. Reich. 1996. "Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and, nitrogen effects on hardwood seedlings." *Ecology* 77 (3):841-853. doi: 10.2307/2265505.
- Weiner, J., L. G. Campbell, J. Pino a L. Echarte. 2009. "The allometry of reproduction within plant populations." *Journal of Ecology* 97 (6):1220-1233. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01559.x.
- Wijesinghe, D. K. 1994. "Temporal and structural components of ramet independence in the clonal perennial herb, *Potentilla simplex*." *Journal of Ecology* 82 (1):13-20. doi: 10.2307/2261381.
- Wodkiewicz, M. a B. Gruszczynska. 2014. "Genetic diversity and spatial genetic structure of *Stellaria holostea* populations from urban forest islands." *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 56 (1):42-53. doi: 10.2478/abcsb-2014-0004.
- Xie, X. F., Y. K. Hu, X. Pan, F. H. Liu, Y. B. Song a M. Dong. 2016. "Biomass Allocation of Stoloniferous and Rhizomatous Plant in Response to Resource Availability: A Phylogenetic Meta-Analysis." *Frontiers in Plant Science* 7. doi: 10.3389/fpls.2016.00603.
- Xie, Xiu-Fang, Yao-Bin Song, Ya-Lin Zhang, Xu Pan a Ming Dong. 2014. "Phylogenetic Meta-Analysis of the Functional Traits of Clonal Plants Foraging in Changing Environments." *Plos One* 9 (9). doi: 10.1371/journal.pone.0107114.
- Xu, C. Y., S. S. Schooler a R. D. Van Klinken. 2012. "Differential Influence of Clonal Integration on Morphological and Growth Responses to Light in Two Invasive Herbs." *Plos One* 7 (4). doi: 10.1371/journal.pone.0035873.
- Yu, F. H. a M. Dong. 2003. "Effect of light intensity and nutrient availability on clonal growth and clonal morphology of the stoloniferous herb *Halerpestes ruthenica*." *Acta Botanica Sinica* 45 (4):408-416.
- Yue, C. L., J. Chang, K. H. Wang a Y. M. Zhu. 2004. "Response of clonal growth in *Phyllostachys praecox* f. *prevernalis* to changing light intensity." *Australian Journal of Botany* 52 (2):171-174. doi: 10.1071/bt02028.
- Zuur, A., L. Ieno, N. Walker, A. Saveliev a G. Smith. 2009. "Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R." 574. doi: 10.1007/978-0-387-87458-6.